



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DE DOCTOR EN BIOLOGÍA

Ecología y biología de la conservación de una tarántula de
Argentina en peligro de extinción, *Grammostola vachoni*:
énfasis en el sistema de Ventania (Buenos Aires).

Licenciada Leonela Schwerdt

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2018

PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Centro de Recursos Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS) dependiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), durante el periodo comprendido entre el 1 de junio de 2014 y el 1 de septiembre de 2018, bajo la dirección del Dr. Fernando Pérez-Miles, Profesor Titular, Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay y la Dra. Ana Elena de Villalobos (UNS-CERZOS).

Licenciada Leonela Schwerdt



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el/....../....., mereciendo la
calificación de (.....)

*Los viejos amores que no están,
la ilusión de los que perdieron,
todas las promesas que se van
y los que en cualquier guerra se cayeron*

*Todo está guardado en la memoria
sueño de la vida y de la historia*

...

*La memoria despierta para herir
a los pueblos dormidos
que no la dejan vivir
libre como el viento*

...

*Todo está clavado en la memoria
espina de la vida y de la historia*

*La memoria pincha hasta sangrar
a los pueblos que la amarran
y no la dejan andar
libre como el viento*

...

*Todo está escondido en la memoria
refugio de la vida y de la historia*

*La memoria estalla hasta vencer
a los pueblos que la aplastan
y no la dejan ser
libre como el viento*

...

*Todo está cargado en la memoria
arma de la vida y de la historia*

*La memoria apunta hasta matar
a los pueblos que la callan
y no la dejan volar
libre como el viento*

Raúl Alberto Antonio Gieco (2001)

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, a mis directores Ana Elena de Villalobos y Fernando Pérez-Miles, ya que sin ellos esta tesis no habría sido posible. Gracias por guiarme, corregirme y alentarme durante todo este tiempo. Muchas gracias por estar siempre disponibles para resolver mis dudas. Gracias Ane por aceptarme en un principio y seguir mis propuestas, por más estresantes que fueran. Gracias Fer por responder siempre mis inquietudes y hacer que la distancia no sea una barrera para trabajar juntos. Los aportes de ambos construyeron esta tesis.

A Nelson Ferretti porque gracias a su optimismo y energía logró iniciarme en la aracnología. Gracias por tu continuo apoyo incondicional.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por otorgarme la beca para realizar mi trabajo; al Centro de Recursos Renovable de la Zona Semiárida (CERZOS) por brindarme el lugar de trabajo y los medios necesarios para poder llevar a cabo mi Tesis. Muchas gracias a Viviana Echenique por la buena predisposición para todas las propuestas y por estimular la participación y colaboración en tareas de investigación.

A la Universidad Nacional del Sur y al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia por permitirme inscribir como alumna de la carrera Doctor en Biología.

Gracias a la dirección de Áreas Naturales Protegidas y al Organismo Provincial para el Desarrollo Sostenible por la autorización para trabajar en el Parque Provincial “Ernesto Tornquist” y en la Reserva Natural “Sierras Grandes”. Agradezco a los guardaparques Facundo Casalle-Pintos y Romina Gabrielli por el transporte y la buena predisposición. Gracias a Claudio Veloso que me recibió en la Universidad de Chile y me transmitió conocimientos e ideas para completar parte de esta Tesis. También agradezco a Andrea Long que ayudó con la determinación de las muestras de plantas y a Fernando Biganzoli que desinteresadamente colaboró en las correcciones de uno de los capítulos.

Quisiera agradecer especialmente a mis compañeros Nelson Ferretti, Gabriel Pompozzi y Sofía Copperi por acompañarme en las campañas, a pesar del frío y el calor extremo, las yararás y el cansancio. Siempre colaborando a cambio de unos sandwichitos con mate. Muchas gracias por ayudarme a hacer posible esta tesis.

Agradezco especialmente a Rafael Rodríguez por hacer de chofer con su camioneta y facilitarnos el ingreso a la reserva, además del trabajo extra levantando piedras. Gracias también a Marta por esperarme con el plato lleno para compensar las horas de trabajo. Les agradezco mucho, de corazón.

A mis viejos, lo mejor de este mundo, gracias por darme la posibilidad de elegir. Sin el apoyo de ustedes nada de esto podría haber pasado. Infinitas gracias por siempre.

A Pablo, por mostrarme el lado bueno y positivo de todo. Por alentarme siempre e interesarte por mi laburo. Gracias por quedarte hasta la madrugada ayudándome con los muestreos nocturnos y por colaborar con el diseño experimental de las experiencias. Gracias por todos los días que compartimos, por hacerme tan bien. Sigamos soñando juntos, con nuestras compañeras inseparables, como siempre.

RESUMEN

Grammostola vachoni es una tarántula endémica y nativa de Argentina, categorizada en estado Vulnerable según la UICN. Se distribuye principalmente en el centro del país ocupando áreas montañosas o serranas de pastizal. Posee características particulares, por ejemplo, presenta mecanismos de dispersión limitados, distribución agregada, madurez sexual tardía y en el caso de las hembras una vida muy longeva y sedentaria. Estas características junto con la actual retracción al que está sometido su hábitat, hacen que la especie presente mayor vulnerabilidad. El objetivo general de esta tesis fue producir conocimientos ecológicos y biológicos para contribuir a la conservación de *G. vachoni*. Para ello se abordaron objetivos particulares tanto en laboratorio como a campo. En laboratorio se realizó la descripción de las etapas de desarrollo en individuos y el estudio de los caracteres sexuales primarios de las hembras, además se estimó el rendimiento alimentario, la preferencia de presas, las temperaturas preferidas y el efecto de las temperaturas extremas en el rendimiento de la especie. En estudios a campo se describió la arquitectura de las cuevas, los hábitos de actividad y de fidelidad al refugio, como así también se compararon los microambientes seleccionados por *G. vachoni* bajo diferentes tipos de disturbios. A modo de proyección se modeló la distribución geográfica potencial de la especie mediante perfiles bioclimáticos actuales y futuros.

A partir de los resultados obtenidos se concluye que los individuos presentan un desarrollo más lento que lo registrado para otras especies de tarántulas, con crecimiento alométrico positivo de los caracteres sexuales primarios de las hembras. Tanto el rendimiento alimentario como la frecuencia de alimentación obtenida para *G. vachoni* es similar a otras tarántulas y demuestra que son capaces de pasar un tiempo prolongado sin alimentación. Además, se obtiene evidencia que ciertas presas brindan mayor ganancia energética. Las temperaturas preferidas fueron diferentes en individuos aclimatados y no aclimatados demostrando que existe un efecto directo de la temperatura sobre el comportamiento de la especie. Se encontró que la abundancia y la distribución de los individuos varía entre sitios con diferente grado de disturbio, siendo los ambientes con invasión de especies leñosas exóticas y las áreas con acceso al turismo los ambientes menos adecuados para el desarrollo de la especie. No se registraron efectos directos de la preferencia del hábitat según la composición del suelo, pero se encontró que tanto la composición de especies vegetales como la heterogeneidad y la diversidad de la comunidad vegetal son influenciadas por los diferentes regímenes de disturbio, alterando

la distribución de las arañas. Las proyecciones climáticas a futuro según diferentes escenarios de cambio climático global muestran una firme retracción en la distribución de *G. vachoni*, persistiendo sólo en pequeños y aislados relictos de ambientes adecuados para el desarrollo de la especie.

En esta tesis se propone la utilización de *G. vachoni* como bioindicador de la condición del pastizal serrano y se exponen las preferencias y limitaciones de la especie con el fin de aportar conocimientos para su conservación.

ABSTRACT

Grammostola vachoni is an endemic tarantula native to Argentina, included in the Red List of the IUCN under the "vulnerable" category. It is distributed mainly in grasslands in the mountain systems of central Argentina. *Grammostola vachoni* has particular characteristics as limited dispersion mechanisms, aggregate distribution, late sexual maturity and females with long and sedentary life. These characteristics and the real retraction to the natural environment, make the species more vulnerable. The general goal of this Thesis is the production of ecological and biological knowledge to contribute to the conservation of *G. vachoni*. For this, it was released particular goals in laboratory and field. In the laboratory were described a development for stages of individuals and the apparition of primary sexual characters in immature females. In addition, was studying the feeding performance, the temperatures preferences and the effect of the extreme temperatures. In the field, were described the borrows architecture, the activity habits and the refuge fidelity. Also, we performed a characterization of the microhabitat of *G. vachoni* at sites with different disturbance regimes and we analyzed the potential use of this species as a bioindicator of mountain grassland condition. As projection was modeled the potential geographic distribution through current and future bioclimatic profiles.

From the obtained results, I concluded that individuals present slower development that the recorder for other tarantula's species, and it was registered a positive allometric grown of the primary sexual characters. Feeding performance and feeding frequency were similar to the other tarantulas and shown that *G. vachoni* are able to spend a long time without food. Also, it was evident the different energy gains among the prey type. The preferred temperatures were different in acclimated and non-acclimated individuals and revealed a direct effect for temperature on the species behavior. It found significant differences in the number of individuals and the percentage of occupation between sites with different degrees of disturbance. No significant differences were recorded in the soil characteristics and occupation of *G. vachoni* but we found that the composition of vegetation and the heterogeneity and diversity of plants are influenced by different disturbance regimes, altering the distribution of spiders. Environments with an invasion of exotic woody trees and areas with access to tourism were the least suitable environments for the development of the species. The climatic projections for a future in different scenarios of climate global change shown a strong retraction in the distribution

of *G. vachoni* populations, persisting only some small and isolated relicts of suitable environments for the development of species.

The information reported in this Thesis is very important to provide data for a future re-categorization of *G. vachoni* for the Red List of IUCN. Also, we add a new component of ecosystems for to use as indicator, open up the possibility for new research for the same and other species of a grassland of the mountainous system.

ÍNDICE

PREFACIO	i
AGRADECIMIENTOS	iii
RESUMEN	v
ABSTRACT	vii

CAPÍTULO I: **Introducción general**

1. Los bioindicadores	2
1.1. Artrópodos y su rol como bioindicadores	
1.2. Arañas como indicadores biológicos	
1.3. Antecedentes en Argentina	
2. La tarántula endémica <i>Grammostola vachoni</i>	6
2.1. Taxonomía	
2.2. Historia natural	
2.3. Distribución	
3. Endemismos e importancia del ambiente	9
4. Categorización en la UICN	12
5. Descripción del contenido de la tesis	12

CAPÍTULO II: **Desarrollo biológico y estudio de alometrías en *Grammostola vachoni***

1. Introducción	15
2. Materiales y métodos	19
2.1. Individuos	
2.2. Alometrías	
2.3. Análisis estadísticos	
3. Resultados	22
3.1. Etapas de desarrollo	
3.2. Índice corporal y caracteres somáticos durante el desarrollo	
3.3. Índice sexual durante el desarrollo de las hembras de <i>G. vachoni</i>	
3.4. Alometrías somáticas y sexuales	
4. Discusión	31
4.1. Etapas de desarrollo, índices de crecimiento y caracteres somáticos	
4.2. Alometrías	

CAPÍTULO III: **Preferencias alimentarias y térmicas de *Grammostola vachoni*: aproximaciones para la caracterización del nicho**

1. Introducción	37
-----------------------	----

PRIMERA SECCIÓN: Estudios tróficos en *Grammostola vachoni*

1. Introducción	40
-----------------------	----

2. Materiales y métodos	42
2.1.Arañas	
2.2.Protocolos comunes en los experimentos	
2.3.Experimentos	
2.3.1. Frecuencia de alimentación y aceptación de presas	
2.3.2. Preferencia de presas	
2.3.3. Efectividad alimentaria y tasa de ingestión	
3. Resultados	47
3.1.Frecuencia de alimentación y preferencia de presas	
3.2.Efectividad alimentaria (EA) y tasa de ingestión (TI)	
4. Discusión	54

SEGUNDA SECCIÓN: Preferencias térmicas y curvas de rendimiento térmico en *Grammostola vachoni*

1. Introducción	58
2. Materiales y métodos	61
2.1.Arañas	
2.2.Experimentos	
2.2.1. Temperatura preferida	
2.2.2. Curva de rendimiento térmico	
2.2.3. Temperatura de las cuevas en el campo	
2.3.Análisis estadísticos	
3. Resultados	64
3.1.Temperatura preferida	
3.2.Curva de rendimiento térmico	
3.3.Temperatura de las cuevas en el campo	
4. Discusión	69
2. Conclusiones del capítulo	72

CAPÍTULO IV: Descubriendo el hábitat de *Grammostola vachoni*

1. Introducción	75
2. Materiales y métodos	79
2.1.Sitios de estudio	
2.2.Trabajo a campo	
2.2.1. Muestreo de arañas y descripción de las cuevas	
2.2.2. Muestreo de actividad y seguimiento de individuos	
2.2.3. Vegetación y análisis del suelo	
2.3.Análisis estadísticos	
3. Resultados	86
3.1.Descripción de la cueva	
3.2.Actividad nocturna	
3.3.Seguimiento de individuos y registro de ootecas	
3.4.Demografía, abundancia y distribución poblacional	

3.5. Características del suelo	
3.6. Características y composición de la vegetación	
3.7. Heterogeneidad y diversidad	
4. Discusión	96
4.1. Descripción de la cueva	
4.2. Actividad nocturna. Seguimiento de individuos y registro de ootecas	
4.3. Demografía, abundancia y distribución poblacional	
4.4. Características del suelo	
4.5. Caracterización de la vegetación	
5. Conclusiones.....	102
 CAPÍTULO V: Modelos de distribución potencial actual y futura como enfoque para la conservación de <i>Grammostola vachoni</i>	
1. Introducción	105
2. Materiales y métodos	110
2.1. Base de datos	
2.2. Variables bioclimáticas	
2.3. Método de modelado	
3. Resultados	113
3.1. Modelos de distribución con variables climáticas actuales	
3.2. Modelos de distribución potencial con proyección de variables climáticas futuras	
4. Discusión	123
 CAPÍTULO VI: Consideraciones finales y sus implicancias en la conservación de <i>Grammostola vachoni</i>	
1. Síntesis y limitaciones de los resultados más relevantes	128
2. Aplicaciones y conservación	131
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	136
ANEXO	162

CAPÍTULO I

Introducción general

En esta Tesis se desarrollan los conocimientos generados para comprender aspectos ecológicos y biológicos de la tarántula endémica *Grammostola vachoni*. Dentro de estos conocimientos se destacan ciertos parámetros biológicos como: la arquitectura de las cuevas, los ritmos de actividad de la especie, la ecología trófica y térmica de la especie, mediante trabajos en campo y laboratorio. Se analizan parámetros poblacionales como la abundancia y la distribución de *G. vachoni* bajo diferentes tipos de perturbaciones. Además, se realizan modelos de distribución potencial actual y futuro para estimar la ocurrencia de la especie y se determinan variables que condicionan dicha distribución. Finalmente, además de aportar información de gran utilidad sobre la especie, se discute su potencial aplicación como indicador biológico de la condición del pastizal serrano, hábitat natural de la tarántula. Considerando la problemática de retracción a la que actualmente están sometidos los ambientes naturales, el enfoque descriptivo inicial de la Tesis se ha modificado a un enfoque más integral y aplicado. Se espera que el aporte sea contributivo a escala local, regional y global; de forma que los conocimientos obtenidos, tanto los particulares de la especie como generales del microhábitat, puedan incluirse en planes de desarrollo integrados con el fin de mejorar la protección de los relictos del pastizal serrano de la Argentina.

1. Los bioindicadores

El monitoreo ambiental se utiliza para comparar las tendencias causadas por el incremento de la homogeneidad de los paisajes y además constituye una retroalimentación fundamental para la gestión ambiental (Castiglioni et al. 2017). Según Moreno et al. (2001) mediante el monitoreo se puede determinar el estatus de la diversidad biológica a uno o más niveles. También permite evaluar los cambios en tiempo y espacio para marcar líneas de acción en decisiones de manejo en términos de producción y de conservación.

Para determinar las condiciones actuales de los ecosistemas o predecir los estados futuros se utilizan indicadores (Castiglioni et al. 2017); éstos deben ser simples y fáciles de interpretar, además de permitir aislar aspectos clave del ambiente. Entre ellos se encuentran los bioindicadores, que son taxa o grupos funcionales cuya presencia o funciones están estrechamente relacionadas con las condiciones ambientales y pueden reflejar el estado de dicho ambiente (Kapusta 2008, Lencinas et al. 2015). Responden a

cambios físicos, estructurales o químicos del ambiente en el que viven y pueden ser usados para evaluar la modificación del hábitat, la contaminación, el cambio climático y la degradación o recuperación ecosistémica, clasificándose en diferentes categorías según su acción (Lencinas et al. 2015):

- Indicadores ambientales: responden a cambios o disturbios bióticos o abióticos en la naturaleza. Detectan y monitorean cambios en las condiciones ambientales.
- Indicadores ecológicos: indican los cambios resultantes de la fragmentación del hábitat, del clima, la contaminación, a nivel de comunidades o de ecosistema. Asimismo, pueden indicar perturbaciones en los ambientes naturales.
- Indicadores de biodiversidad: indican la diversidad de un área a través de índices ecológicos y monitorean los cambios en la diversidad específica o de organismos; ayudan en la selección de áreas prioritarias para la conservación.

Las perturbaciones pueden generar diferentes tipos de respuestas en los bioindicadores, por ejemplo, cambios en la supervivencia, reproducción o en interacciones ecológicas. La estabilidad de los bioindicadores edáficos puede ser afectada por varios factores, entre ellos se destacan la temperatura, las precipitaciones, la luminosidad, la química del suelo o la polución del aire.

Los bioindicadores pueden ser usados para priorizar áreas de conservación mediante comparaciones espaciales de sitios de valor, monitoreando la recuperación de un sistema o las respuestas a gestiones ambientales (Lencinas et al. 2015). Para encontrar posibles bioindicadores se deben identificar especies u otras unidades taxonómicas que puedan indicar de modo realista los disturbios en el ambiente y reflejar las respuestas de otras especies o de la biodiversidad en su conjunto (Rainio y Niemelä 2003, Castiglione et al. 2017).

1.1. Artrópodos y su rol como bioindicadores

Los invertebrados son por excelencia los organismos multicelulares dominantes en términos de riqueza, abundancia y frecuentemente en biomasa (Cardoso et al. 2011). Cerca del 80% de todas las especies descritas son invertebrados, y este porcentaje es mayor si se consideran las especies que restan por describir. Dentro de ellos, muchos artrópodos resultan excelentes indicadores para el monitoreo de la calidad del ambiente y los efectos del cambio a lo largo del tiempo y del espacio (Kremen et al. 1993,

Schowalter 2006, Maleque et al. 2009, Cardoso et al. 2011). Según Cardoso et al. (2011), los artrópodos presentan características que los convierten en buenos candidatos para su utilización como indicadores biológicos, entre estas: el número elevado de individuos, la biomasa combinada superior a la alcanzada por los vertebrados, la gran cantidad de especies y la variedad de funciones que cumplen en las redes tróficas. A pesar de dichos atributos, las reacciones humanas más frecuentes hacia ellos son el desinterés, el miedo y la aversión (Melic 2003). Dicha percepción negativa desalienta la inversión de recursos humanos y económicos para el conocimiento y la conservación de artrópodos, perpetuando los vacíos de información y reduciendo su inclusión en los planes de conservación (Cardoso et al. 2011, Mendoza 2014).

Mendoza (2014) propone un recuento de argumentos para incluir los artrópodos terrestres en las prácticas de evaluación ambiental; entre ellos plantea que los artrópodos:

- 🦋 Discriminan las pequeñas discontinuidades del paisaje que son inadvertidas por los vertebrados.
- 🦋 Se relacionan estrechamente con plantas y vertebrados que tienen un elevado valor de conservación.
- 🦋 Pueden brindar información acerca de propiedades y procesos ecosistémicos difícilmente cuantificables.
- 🦋 Pueden ser evaluados a un bajo costo sin comprometer la información obtenida de ellos.

1.2. Arañas como indicadores biológicos

En los ecosistemas terrestres, las arañas (Arthropoda: Chelicerata: Arachnida: Araneae) son el grupo de depredadores generalistas más abundante y diverso, con 47297 especies conocidas (World Spider Catalog, 2018). Presentan una gran riqueza específica y tienen una marcada preferencia de hábitat (Wise 1993, Foelix 1996). Son sensibles a cambios en los ecosistemas como la disponibilidad de presas, la depredación, la estructura de la vegetación, el nivel de cobertura, la intensidad y tipo de prácticas agrícolas, las precipitaciones, temperatura, humedad, viento y luminosidad (Spiller et al. 2018). Todos estos factores pueden alterar la densidad y riqueza de las especies y además pueden producir modificaciones particulares como cambios comportamentales, reproductivos o ecológicos en los individuos (Fernandes et al. 2008, Trivia 2013, Múnevar et al. 2018).

Las arañas tienen un importante rol en el funcionamiento de todos los ecosistemas (Lyons et al. 2017), ocupando un lugar clave en las redes tróficas terrestres ya sea como depredador o como presa (Uetz 1991). Abarcan un amplio rango de estrategias de depredación y modos de dispersión, exhibiendo además una gran variedad de respuestas para resistir condiciones ecológicas adversas (Marc et al. 1999). Sin embargo, en algunos estudios se destaca su sensibilidad a los disturbios y a las variaciones en la estructura de la vegetación (Barriga et al. 2010, Dielh et al. 2013, Múnevar et al. 2018). Gaspar et al. (2010) sugirieron a las arañas como un grupo adecuado para representar la diversidad remanente a diversas escalas espaciales.

A pesar de todos los atributos que presenta el orden Araneae para el monitoreo ambiental, las arañas ocasionalmente han sido usadas como bioindicadores; sin embargo, resultados variados destacan su eficiencia como indicadores biológicos (Maelfait y Hendricks 1998, Marc et al. 1999, Scott et al. 2006, Dias et al. 2011, Ghione et al. 2013, Kaltsas et al. 2014, Ossamy et al. 2016, Torres et al. 2016, Landsman et al. 2017).

1.3. Antecedentes en Argentina

Las investigaciones que consideran a las arañas como potenciales bioindicadores en Argentina son relativamente escasas (Aisen et al. 2017, Argarañaz y Gleiser 2017, Bidegaray-Batista et al. 2017). El estudio de las especies de arañas como indicadores biológicos en diversos hábitats podría tener una aplicación potencial en las estrategias de diagnóstico, conservación y manejo ambiental. En tal sentido, la investigación propuesta en esta Tesis aporta conocimientos de las características básicas de la especie e indaga sobre su potencial utilidad en aspectos de conservación, tanto individual como ecosistémica. Además, teniendo cuenta que en Argentina los ambientes naturales están en retroceso debido al avance de la frontera agrícola-ganadera, las industrias y la urbanización, resulta prioritario conocer la vulnerabilidad de las especies, su hábitat natural y las interacciones que en él se desarrollan. Es por esto que, el objetivo general del presente estudio fue investigar si la tarántula *Grammostola vachoni* (Araneae: Mygalomorphae: Theraphosidae) podría utilizarse como bioindicador ecológico del pastizal serrano.

2. La tarántula endémica *Grammostola vachoni*

2.1. Taxonomía

Grammostola vachoni Schiapelli & Gerschman, 1961 pertenece a la familia Theraphosidae, subfamilia Theraphosinae (suborden Mygalomorphae). Esta familia está compuesta principalmente por arañas de gran tamaño, vulgarmente llamadas tarántulas. Comprende un total de 144 géneros y 967 especies (World Spider Catalog, 2018). La subfamilia Theraphosinae es endémica del Nuevo Mundo y abarca la mayor riqueza de especies de la familia (Ferretti et al. 2013). En particular, el género *Grammostola* Simon 1892 actualmente incluye 22 especies descriptas que se distribuyen en diferentes países de América del Sur, de las cuales 11 se citan para Argentina (World Spider Catalog, 2018).

2.2. Historia Natural

Grammostola vachoni es una tarántula endémica de Argentina (Figura 1), habita en cuevas cortas construidas bajo roca en áreas montañosas o serranas. Los machos adultos no presentan un refugio fijo, sino que ocupan refugios temporales. El periodo reproductivo ocurre durante la primavera (desde octubre a diciembre en el hemisferio sur), donde los machos abandonan sus cuevas para salir en busca de hembras (Ferretti y Ferrero 2008). Las hembras, en cambio, permanecen en cuevas durante su ciclo de vida y producen un saco de huevos (ooteca) cada uno o dos años. Las ootecas son construidas durante diciembre y la eclosión de los juveniles ocurre durante febrero y marzo (Ferretti y Pompozzi 2012). Los juveniles se dispersan caminando sin alejarse demasiado, ya que presentan mecanismos de dispersión limitados como la mayoría de las tarántulas. Hasta el momento, sólo se han realizado estudios de su biología reproductiva (Ferretti y Ferrero 2008, Ferretti y Pérez-Miles 2011). Como el resto de las tarántulas, se caracterizan por ser longevas, muchas especies pueden vivir entre 15 y 30 años (Costa y Pérez-Miles 2002). En Theraphosidae se ha indicado que los machos tardan entre 7-8 años en alcanzar la madurez sexual, mientras que las hembras la alcanzan entre los 9 y 10 años (Costa y Pérez-Miles 2002). Además, según Baerg (1958) muchas especies presentan una alta mortalidad en el estado de juveniles (mayor al 99%).



Figura 1. Hembra de *Grammostola vachoni* Schiapelli & Gerschman, 1961 en su hábitat natural.

2.3. Distribución

Grammostola vachoni es una especie nativa y endémica de Argentina. Se distribuye desde el oeste en las provincias de La Rioja, Santiago del Estero, San Luis, Córdoba y Mendoza, hacia el este en las provincias de La Pampa, Río Negro, Chubut y Buenos Aires (Ferretti y Pompozzi 2012). A pesar de que esta distribución en el centro de Argentina parece amplia (500000 km²), el área real de ocupación es de unos 2000 km², debido a que solamente se encuentra en áreas montañosas o serranas de pastizal a unos 300-1500 msnm (Figura 2). Estas características particulares del ambiente generan una distribución fragmentada, reconociéndose en Argentina siete parches poblacionales (Figura 3) (Ferretti y Pompozzi 2012).



Figura 2. Pastizal serrano del cordón de Ventania, hábitat natural de *Grammostola vachoni*



Figura 3. Mapa de distribución de *Grammostola vachoni* según la Lista Roja de Especies en Peligro de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). Versión 2017-3.

3. Endemismo e importancia del ambiente

Existen varias definiciones de especies endémicas, entre ellas, se sostiene que una especie endémica de un sitio o región es aquella que se encuentra naturalmente sólo en ese sitio o región geográfica. Siempre que se considera a un taxón como endémico, es necesario especificar el área geográfica de distribución implicada (Lindenmayer y Burgman 2005). Debido a que la distribución de los taxa en general cambia con el tiempo, también se debe conocer o comprender esta dinámica en la distribución espacial, que puede darse por extensión o por contracción del rango (Anderson, 1994). Los cambios de ocurrencia en las especies también pueden deberse a extinción local o a la especiación. Las unidades geográficas aisladas en general tienen un alto porcentaje de especies endémicas, mientras que áreas que no están geográficamente aisladas presentan porcentajes menores de endemismos (Ceballos 2001). A su vez, las especies endémicas se caracterizan por ser extremadamente sensibles a las variaciones ambientales y su presencia o ausencia puede depender de la ocurrencia de disturbios (Rabinovich 1986, Ceballos 2001). Estas características funcionales hacen que las especies endémicas, en general sean más vulnerables que el resto de las especies (Rabinovich 1986, Gaston 1994, Ceballos 2001, Main 2001). Según Primack (1995) las especies que son más vulnerables a la extinción presentan una o más de las siguientes características:

- ✱ Estrecha distribución geográfica.
- ✱ Solo una o pocas poblaciones.
- ✱ Tamaños poblacionales pequeños.
- ✱ Densidades poblacionales bajas.
- ✱ Poblaciones que están disminuyendo.
- ✱ Requieren un ámbito de actividad grande.
- ✱ Tamaño corporal grande.
- ✱ Sin dispersión efectiva.
- ✱ Migraciones estacionales.
- ✱ Poca variabilidad genética.
- ✱ Requerimientos especializados de nicho.
- ✱ Bajas tasas reproductivas.

En general, los ambientes naturales pueden estar sometidos a diferentes perturbaciones de origen exógeno al sistema y que producen una retracción de este. La

estabilidad del sistema (desde la especie hasta el ecosistema) depende de la intensidad, la extensión y la continuidad del disturbio. Los agentes causantes de la perturbación pueden clasificarse en diferentes categorías: físicos (producidos por acción mecánica, ej.: movimientos de aire, agua o sedimentos), fisiológicos (producidos por acción bioquímica, ej.: influenciados por temperatura, luz o salinidad) o biológicos (producidos por agentes biológicos, ej.: pisoteo de animales, pastoreo) (Menge y Sutherland 1987).

Uno de los cambios físicos más importante es la fragmentación del ambiente natural nativo por su pérdida o destrucción. La definición formal de fragmentación explica que es el proceso a través del cual un hábitat continuo es reducido a un área y dividido en dos o más fragmentos (Primack 1995) (Figura 4). Dicha fragmentación puede deberse a ciertas acciones humanas como son la urbanización, el avance de los cultivos, la construcción de caminos, etc. Como consecuencia se ocasiona la discontinuidad en los ambientes naturales y alteraciones en los procesos ecológicos y en las interacciones biológicas, modificando la supervivencia de aquellas especies más vulnerables. En efecto, los ambientes naturales nativos fragmentados amenazan la existencia de las especies limitando la dispersión y la colonización.

El hábitat ocupado por *G. vachoni* exhibe condiciones particulares que determina la distribución limitada de las poblaciones. Es sustancial destacar la importancia que el ambiente natural presenta para una especie endémica y de baja dispersión. Desde mediados del siglo XIX los pastizales serranos del centro de Argentina se han transformado intensamente como consecuencia del desarrollo agropecuario (Burkart et al. 1990). A esto se suman otras amenazas como el pastoreo, la fragmentación del hábitat, la invasión de especies exótica y la urbanización. Según Pucheta et al. (1998) el pastoreo altera la comunidad de plantas incrementando su diversidad. Asimismo, en otros estudios se registró que la alta densidad del ganado sostenida en el tiempo provoca una reducción en la comunidad de insectos (dieta principal de la araña) (Cagnolo et al. 2012). Conjuntamente a los factores previamente nombrados, las sierras bonaerenses de Ventania y Tandilia se encuentran sometidas a un continuo sobrepastoreo por parte de los caballos cimarrones o salvajes que producen cambios en la estructura de la vegetación y en la composición de especies, reflejando a su vez cambios en la riqueza y diversidad de los taxa animales (Zalba y Cozzani 2004, de Villalobos y Zalba 2010, de Villalobos y Schwerdt 2017). Tanto las sierras del cordón de Ventania como de Tandilia son

representantes de los últimos relictos del pastizal serrano y se encuentran sometidas a una continua retracción (Bilenca y Miñero 2004).

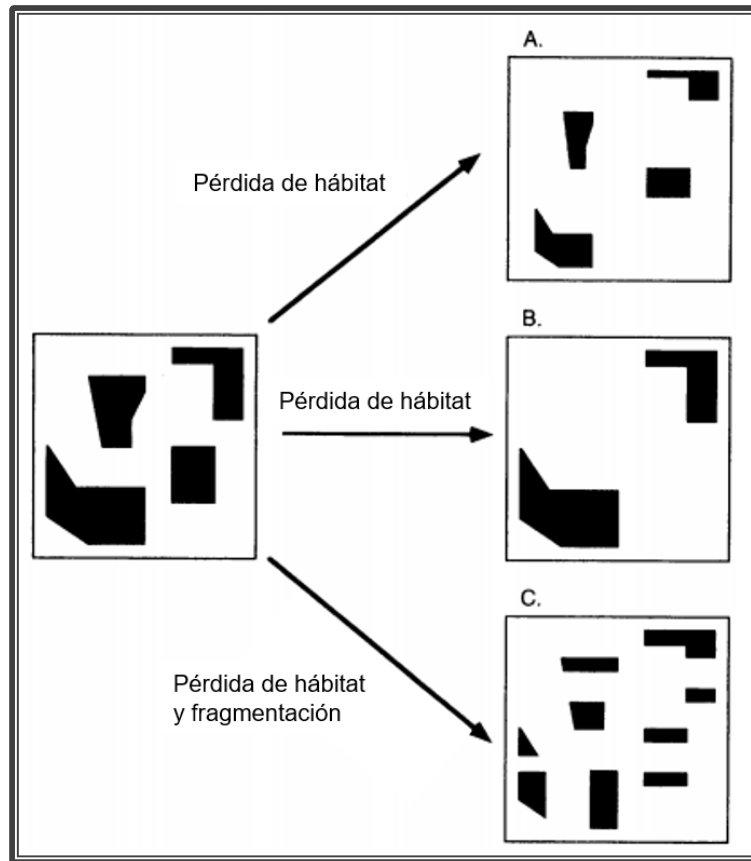


Figura 4. Efecto de la pérdida de hábitat y fragmentación sobre el tamaño y aislamiento del terreno. A. Si la pérdida de hábitat genera un número constante de parches pequeños, el efecto del tamaño del parche sólo se debe a la pérdida del hábitat. B. Si se eliminan parches completos del paisaje, aumenta el aislamiento de los mismos, pero la fragmentación se reduce debido a que hay menos parches; los efectos de aislamiento se deben sólo a la pérdida de hábitat. C. El número de parches aumenta por la ruptura del hábitat, tanto la pérdida de hábitat como la fragmentación afectan la disminución del tamaño de los parches y aumentan el aislamiento. Modificado de Fahrig 1997.


4. Categorización en la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza

Grammostola vachoni se encuentra categorizada como “vulnerable” en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). Además de las amenazas por la destrucción y pérdida del hábitat, *G. vachoni* como muchas otras tarántulas, sufre la captura de ejemplares para el mercado nacional o internacional como mascotas. Algunas especies del género se han vuelto populares en varios países. Por ejemplo, en Uruguay, 750 individuos y 73 ootecas de *Grammostola quirogai* y más de 300 individuos y 50 ootecas de *Grammostola anthracina* fueron confiscados por el tráfico ilegal (Panzer et al. 2009, Ghione et al. 2017). Considerando que en general, las tarántulas requieren entre 7 y 10 años para alcanzar la adultez (Costa y Pérez Miles 2002), su extracción de la naturaleza genera daños importantes en las poblaciones (Ghione et al. 2017).

A los peligros anteriormente mencionados se suma el cambio climático, que puede constituir una importante amenaza para las especies que se encuentran en peligro de desaparición (Brook et al. 2008). El cambio climático involucra diversas alteraciones en las condiciones ambientales, principalmente producen un incremento en la temperatura del aire, afectando la biología térmica de los animales terrestres, especialmente de los ectotermos, como es el caso de las tarántulas (Huey et al. 2012). La vulnerabilidad a los efectos del cambio climático es mayor cuando se suman otras características biológicas de las tarántulas como los mecanismos de dispersión limitados, la distribución agregada y el gran tiempo que requieren para alcanzar la madurez sexual.

5. Descripción del contenido de la tesis

El **objetivo general** de esta Tesis fue producir conocimientos ecológicos y biológicos para contribuir a la conservación de la tarántula endémica *Grammostola vachoni*, con énfasis en las poblaciones del sistema de Ventania (Buenos Aires). Para una mejor lectura y entendimiento de este trabajo, la Tesis está estructurada de la siguiente manera:

 **Capítulo 1.** Desarrollo del marco teórico considerado y definición de algunos términos recurrentes a lo largo de la Tesis. Los demás capítulos se presentan en formato general de un artículo científico, incluyendo introducción, materiales y métodos, resultados, discusión, tablas y figuras.

- ✱ **Capítulo 2.** Contiene la descripción del ciclo de vida de *G. vachoni* realizada con individuos nacidos y criados bajo condiciones controladas en laboratorio. Además, se incluye la comparación del desarrollo somático y sexual de ciertas características de los individuos junto con la descripción de alometrías registradas durante el crecimiento.
- ✱ **Capítulo 3.** Incluye la descripción de parámetros biológicos, tanto tróficos como térmicos. En primer lugar, se describen aspectos tróficos de la especie mediante ensayos en laboratorio. Se incluyen experimentos con diferentes tipos de presas para comprender si existen preferencias alimentarias por parte de *G. vachoni*. Además, se presentan índices que relacionan diferentes medidas y exponen la “rentabilidad” de las diferentes presas. En segundo lugar, se realizan análisis de parámetros térmicos en campo y laboratorio. A campo se investigaron las diferencias de temperaturas dentro y fuera de las cuevas. En laboratorio se realizaron experiencias de preferencia y rendimiento térmico. Se presenta la “Curva de Rendimiento Térmico” (*TCP: Thermal Performance Curves*) para la especie.
- ✱ **Capítulo 4.** Comprende la caracterización del microhábitat seleccionado por *G. vachoni* en áreas sometidas a diferentes disturbios. Se describe la arquitectura de las cuevas, se analiza la fidelidad al refugio y el ritmo de actividad de la especie. Además, se compara la abundancia, densidad y demografía poblacional en áreas con y sin alteraciones. En base a la información generada se evalúa si los diferentes factores de disturbio afectan negativamente la población.
- ✱ **Capítulo 5.** Contiene el modelado de distribución geográfica potencial de *G. vachoni* mediante un perfil bioclimático actual y se realiza un modelado en un escenario de clima futuro para evaluar el posible efecto del cambio climático en su distribución potencial.
- ✱ **Capítulo 6.** Síntesis de los resultados más relevantes. Se exponen, a modo de consideraciones finales, posibles alcances y limitaciones de los resultados. Además, se analiza la utilidad de *G. vachoni* como bioindicador del estado de conservación de los pastizales serranos y se propone la re-categorización de la especie.

La bibliografía citada se encuentra en una única sección final con el fin de evitar su repetición dentro de los capítulos.

CAPÍTULO II

Desarrollo biológico y estudio de
alometrías en *Grammostola vachoni*

1. Introducción

Según Vachon (1957), la ontogenia de las arañas se divide en diferentes estadios: un estadio embrionario, seguido por otro prelarvar-larvar, juvenil y adulto. La etapa juvenil, previa a la muda de maduración corresponde al estado subadulto. Los individuos se consideran sexualmente maduros solo después de la transición de dicho estado al adulto (Foelix 2011). Como todos los artrópodos, las arañas cambian la cutícula durante los procesos de muda a lo largo de su desarrollo (Foelix 2011). El cefalotórax y las patas sólo crecen durante el período de muda, cuando parte de las reservas del abdomen se disuelven y son impulsadas a las regiones anteriores del cuerpo para expandir la nueva cutícula (Foelix 2011). La mayoría de las especies de arañas exhiben un crecimiento determinado y no mudan después de la madurez (Foelix 2011). Sólo las hembras del grupo de arañas migalomorfas continúan mudando durante el estado adulto a lo largo de toda su vida. El tamaño corporal alcanzado durante la adultez es un atributo clave de varios organismos porque influye directamente sobre varios factores como la supervivencia, la competición, la fecundidad y otros componentes del *fitness* (Trabalon et al. 2012). En general, las características corporales, como el ancho y el largo del cefalotórax, están fuertemente relacionadas con la masa corporal de los individuos y actúan como parámetros útiles y simples para estimar el tamaño corporal de la araña (Foelix 2011).

El tamaño también tiene consecuencias sobre el dimorfismo sexual de la especie, que comprende las diferencias morfológicas, fisiológicas o comportamentales entre machos y hembras. El dimorfismo sexual es producto de las presiones selectivas que actúan en el cuerpo de la hembra y en el cuerpo del macho produciendo diferentes patrones de crecimiento o alometrías (Fairbairn 2007), lo que resulta en distintas formas y tamaños entre los sexos de la misma especie (Hedrick y Temeles 1989, Andersson 1994). En el caso de las arañas, generalmente se observan machos más pequeños que las hembras de la misma especie (Hormiga et al. 2000). El dimorfismo sexual se evidencia principalmente como diferencias en el tamaño relativo de ciertas partes del cuerpo de las arañas, por ejemplo, los machos en general tienen patas más largas que las hembras (Prenter et al. 1995) y además presentan una relación alométrica positiva entre las patas y el ancho del cefalotórax (Eberhard y Huber 1998, Uhl et al. 2004). Sin embargo, mientras que en arañas tejedoras el dimorfismo sexual es muy evidente, para el resto de las arañas el dimorfismo se presenta en menor grado (Walker y Rypstra 2001). En el caso particular de los terafósidos, machos y hembras parecen tener un tamaño similar, pero

presentan un importante dimorfismo sexual respecto a las tasas metabólicas (Shillington 2005). Además, Grossi et al. (2016) demostraron que *Grammostola rosea* (Walckenaer, 1837) (Mygalomorphae: Theraphosidae), presenta un dimorfismo sexual evidente, con machos más pequeños, de patas más largas y hembras con abdómenes más grandes.

Las distintas partes del cuerpo pueden relacionarse diferencialmente con el *fitness* de las arañas. Por ejemplo, las actividades vegetativas, incluyendo la reproducción se relacionan con el abdomen (Foelix 2011). Grandes abdómenes permiten aumentar la energía, producción y almacenamiento de huevos; por lo que la selección de fecundidad en las hembras tiende a favorecer la evolución de grandes abdómenes o un mayor largo total del cuerpo. Otro tipo de actividades como la locomoción, la ingesta de comida y las funciones nerviosas integrativas se relacionan con el cefalotórax (Foelix 2011), por lo que grandes cefalotórax proporcionan un incremento de movilidad y un aumento de la eficiencia trófica (Fernández-Montraveta y Cuadrado 2013).

Las relaciones positivas que en general se observan entre el tamaño corporal y otros parámetros del organismo son conocidas como alometrías (Pélabon et al. 2014). El tamaño corporal, o alguna medida de su estimación, es en general utilizado como variable predictora bajo el supuesto de que la variación en este rasgo es la que mejor refleja la variación del crecimiento en general (Pélabon et al. 2014). El estudio de las alometrías resulta importante ya que la variación morfológica, fisiológica y de la historia de vida de los individuos están correlacionadas con la variación en el tamaño de corporal (Pélabon et al. 2014). Debido a que el tamaño del cuerpo puede variar con la edad de los individuos, con el estado de desarrollo, entre individuos, entre poblaciones y especies, se han definido tres tipos de alometrías (Gould 1966, Klingenberg y Zimmermann 1992):

- Alometría ontogénica, se refiere a las relaciones entre el parámetro considerado y el tamaño corporal durante el desarrollo.
- Alometría estática, se refiere a las relaciones entre el parámetro y el tamaño corporal observado entre los individuos medidos en una etapa de desarrollo similar.
- Alometría evolutiva, se refiere a la relación observada entre poblaciones o especies.

Las pendientes alométricas ontogénicas y estáticas usualmente varían entre especies cercanas (Gould 1966). Esta observación respalda la idea que las relaciones alométricas

pueden reflejar fuertes mecanismos físicos, fisiológicos o biológicos que limitan la tasa y dirección de la evolución (Gould 1977, Klingenberg 2005). En consecuencia, las relaciones alométricas se han tomado como evidencia principal contra el dominio de la selección natural como fuerza evolutiva (Gould y Lewontin 1979). El rol de las restricciones alométricas ha sido ampliamente aceptado para parámetros fisiológicos e historia de vida (Charnov 1993, West y Brown 2005). Sin embargo, ha sido más controvertido para los parámetros morfológicos, donde usualmente se piensa en alometrías como resultado de diferentes regulaciones del crecimiento en las distintas partes del cuerpo.

Respecto a los caracteres sexuales de los individuos, según Eberhard y Hubert (1998) el crecimiento de la genitalia animal exhibe un inusual patrón de evolución. Varias hipótesis han sido propuestas para explicar dichos patrones (Shapiro y Porter 1989; Alexander et al. 1997, Eberhard y Huber 1998; Eberhard 2009) y una de ellas predice valores alométricos relativamente altos (Eberhard y Huber 1998).

En los estudios tradicionales de alometrías funcionales, se acepta implícitamente la hipótesis que la selección natural favorece de forma persistente las relaciones particulares de escala entre los parámetros considerados y el tamaño corporal (Schmidt-Nielsen 1984). Por lo que muchos autores proponen que las pendientes alométricas evolucionan adaptativamente (Petrie 1988, Frankino et al. 2009). En este contexto, la evolución de las alometrías estáticas de los caracteres sexuales primarios y secundarios han sido estudiadas y se ha predicho que los caracteres sexuales secundarios evolucionan en pendientes empinadas con alometrías positivas (Green 1992, Kodric-Brown et al. 2006), mientras que los caracteres sexuales primarios presentan una evolución alométrica negativa, debido a la selección estabilizadora del tamaño del rasgo (Eberhard et al. 2009, Eberhard 2009).

Las espermatecas constituyen el carácter sexual primario de las arañas hembras, y su función es almacenar el esperma. Las arañas migalomorfas presentan una conformación genital simple (haplóginas), donde una región del útero externo se evagina para formar los receptáculos o espermatecas (Forster 1980, Bertani y Silva 2002). Ambas estructuras son quitinosas y el revestimiento cuticular de las mismas se pierde junto con cada muda. En *Avicularia avicularia* (Linnaeus, 1758) las espermatecas aparecen en hembras inmaduras después de la séptima muda, entre 300 y 350 días (Stradling 1978) y en *Acanthoscurria sternalis* Pocock, 1903 se evidencian desde sexta muda, a partir de los

209-277 días de vida (Galiano 1984). Respecto a los machos, se sostiene que la competencia se basa en la habilidad que presenta cada individuo para encontrar una hembra, e implica características somáticas como locomoción o velocidad, cualidades que influyen sobre el éxito reproductivo (Stoltey y Shillington 2009).

La relación entre los caracteres somáticos y sexuales ha sido estudiada previamente en las arañas (Vollrath 1980, Coyle 1985, Blasco-Feliu 1986, Pérez-Miles 1989, Huber y Eberhard 1997). Sin embargo, para el grupo de las migalomorfas se dispone de escasa información. Pérez Miles (1989) demostró que en *Grammostola mollicoma* (Ausserer, 1875) las espermatecas presentan un crecimiento alométrico positivo respecto al tamaño corporal, mientras que en los demás estudios disponibles sólo se reporta la existencia de algún tipo de dimorfismo sexual (Calderon et al. 1990, Costa y Pérez-Miles 2002, Santos et al 2007, Grossi et al. 2016, Copperi 2018).

Los **objetivos** planteados en este capítulo son: 1) Describir las etapas de desarrollo de *G. vachoni* en condiciones de laboratorio; 2) Determinar el tiempo de aparición de caracteres sexuales primarios en hembras inmaduras; 3) Analizar las posibles alometrías en el crecimiento entre los caracteres sexuales y somáticos.

Se abordaron las siguientes **hipótesis**: 1) Los machos presentan mayor frecuencia de muda que las hembras y alcanzan antes la madurez sexual; 2) Las espermatecas de las hembras presentan crecimiento alométrico positivo respecto a los caracteres somáticos; 3) Los machos inmaduros presentan una relación alométrica positiva entre el largo de las patas y el tamaño corporal.

2. Materiales y métodos

2.1. Individuos

Los individuos (N=156) se obtuvieron de una ooteca de *G. vachoni* que eclosionó en enero del 2013. Se mantuvieron separados individualmente en terrarios plásticos (13 x 11 x 5 cm) con una temperatura constante de 24 ± 2 °C y un fotoperiodo de 12:12 horas. Los individuos fueron revisados y alimentados una vez por semana con cucarachas *Blatella germanica* y *Shelfordella tartara*. Se registraron los eventos de muda o muerte. Para cada ejemplar, luego de la 6^{ta} muda se midió con calibre digital los siguientes caracteres somáticos (Hénaut et al. 2015): longitud de cefalotórax (1), ancho máximo de cefalotórax (2), patela pata I (3), patela pata IV (4), tibia pata I (5) y tibia pata IV (6); con los caracteres 1 y 2 se calculó el índice corporal (IC), considerando el área del cefalotórax como el área de un elipse (Chadwick et al. 2005) [$IC = \pi (carácter1 \div 2) \times (carácter2 \div 2)$]. Además, las mudas fueron observadas en una lupa estereoscópica Olympus S2-PT para detectar la presencia de espermatecas. Se registró el momento de la aparición de dichas espermatecas que posteriormente fueron fotografiadas y medidas mediante el programa TpsDIG (Rohlf 2005). Los caracteres sexuales registrados en las hembras inmaduras fueron (Figura 1): longitud de espermatecas (7), ancho de la base de las espermatecas (8), ancho máximo del fundus (9), cuello mínimo de las espermatecas (10) (Pérez-Miles 1989); con los caracteres 7, 8 y 9 se estimó el área de las espermatecas (AE), considerando un área trapezoide [$AE = carácter7 \times (carácter8 + carácter9) \div 2$]. Se caracterizó el IC y el AE para cada estado de desarrollo de la especie. Se calculó el porcentaje de crecimiento como el aumento del índice (IC y/o AE) entre las mudas sucesivas.

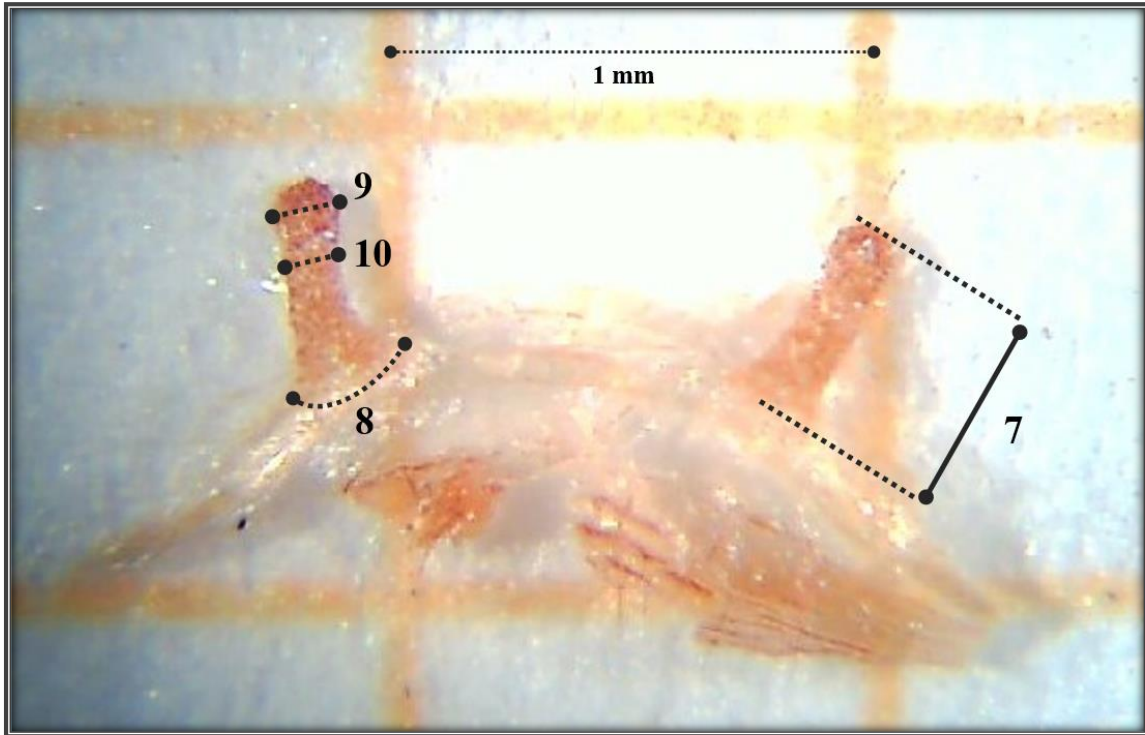


Figura 1. Espermatecas de hembras inmaduras de *G. vachoni* a través de una lupa esteoscópica. Los caracteres sexuales registrados fueron: longitud de espermatecas (7), ancho de la base de las espermatecas (8), ancho máximo del fundus (9), cuello mínimo de las espermatecas (10).

2.2. Alometrías

El crecimiento alométrico está determinado por una función con la siguiente forma: $Z = aX^b$, donde Z es el valor del parámetro, X corresponde al tamaño corporal y a y b son parámetros que describen las relaciones de crecimiento. En líneas generales, cuando $b=1$, el parámetro cambia en la misma proporción que el tamaño corporal, condición conocida como isometría. Cuando $b \neq 1$, el parámetro y el tamaño corporal varían en diferente proporción y la forma del organismo se modifica al cambiar el tamaño corporal. El estudio de las alometrías incluye ambos tipos de relaciones. Si se analizan en escalas logarítmicas (\log), las relaciones alométricas se transforman en lineales: $\log(Z) = \log(a) + b \log(X)$, donde (a) es la intersección alométrica y b es el exponente o pendiente alométrico. En este capítulo se consideró el crecimiento de las características somáticas y sexuales (caracteres 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 y 10) respecto al crecimiento corporal. El carácter ancho máximo de cefalotórax (2) se tomó como principal estimador del tamaño corporal (Foellmer y Moya-Laraño 2007).

2.3. Análisis estadísticos

La normalidad y la homocedasticidad fueron evaluadas con los test de Levene y Shapiro-Wilk. Para comparar las duraciones entre los períodos de muda, los índices de crecimiento, los porcentajes de crecimiento y los caracteres somáticos se utilizaron análisis de la varianza (ANOVA) y las medias fueron comparadas posteriormente mediante el test de Tukey. El coeficiente alométrico (b) correspondió a la pendiente de una ecuación lineal de la recta ajustada para los caracteres linealizados (log-log). Se consideró crecimiento alométrico positivo cuando $b > 1$, alométrico negativo cuando $b < 1$ y crecimiento isométrico si $b = 1$. Para demostrar que la pendiente observada fue diferente a la pendiente esperada por isometría se calculó el valor de b para cada punto y se comparó con el valor esperado $b = 1$ mediante un análisis de varianza (ANOVA). Se utilizó el programa Past Paleontological Statistics Software 3,02a (Hammer et al. 2001) e InfoStat (Di Rienzo et al. 2013) para realizar los análisis estadísticos. Los resultados se presentan como promedio \pm desvío estándar.

3. Resultados

3.1. Etapas de desarrollo

Se utilizaron los registros de desarrollo obtenidos desde la eclosión de la ooteca (enero 2013) hasta junio del 2018. Del total de 156 individuos nacidos, hasta el momento sobrevive el 58,33% (91 ejemplares) de los cuales el 48,35% corresponde a hembras inmaduras, el 50,55% a machos inmaduros y los individuos maduros representan sólo el 1,10%. El 26,28 % del total de los individuos murieron durante el primer año de vida, durante la 1^{ra}, 2^{da} y 3^{ra} muda (Figura 2). La frecuencia de mudas por año no presentó diferencias significativas entre los sexos (ANOVA, $F=0,69$; $p>0,05$). Las hembras inmaduras presentaron una frecuencia media de $1,69 \pm 0,26$ mudas por año, mientras que la frecuencia de los machos inmaduros fue de $1,71 \pm 0,24$ mudas por año. Tampoco se registraron diferencias significativas en el número de días entre las mudas entre hembras y machos, con un promedio de $190,52 \pm 22,58$ y $188,91 \pm 30,40$ días entre mudas respectivamente (ANOVA, $F=0,5$; $p>0,05$) (Tabla 1). La aparición de las espermatecas en las hembras inmaduras se registró con más frecuencia durante la 8^{va} muda, después de aproximadamente 1488 días de vida (4,03 años), con un rango de aparición entre la 6^{ta} y la 11^{va} muda (Tabla 2, anexo). El único macho maduro se obtuvo durante el mes de abril (2018), después de la 11^{va} muda, equivalente a 1902 días de vida (5,21 años) (Figura 3). Los meses con mayor cantidad de mudas correspondieron a los meses de primavera y verano, abarcando desde septiembre hasta febrero. Los meses desde mayo hasta julio fueron los que registraron menor cantidad de mudas (Figura 4).

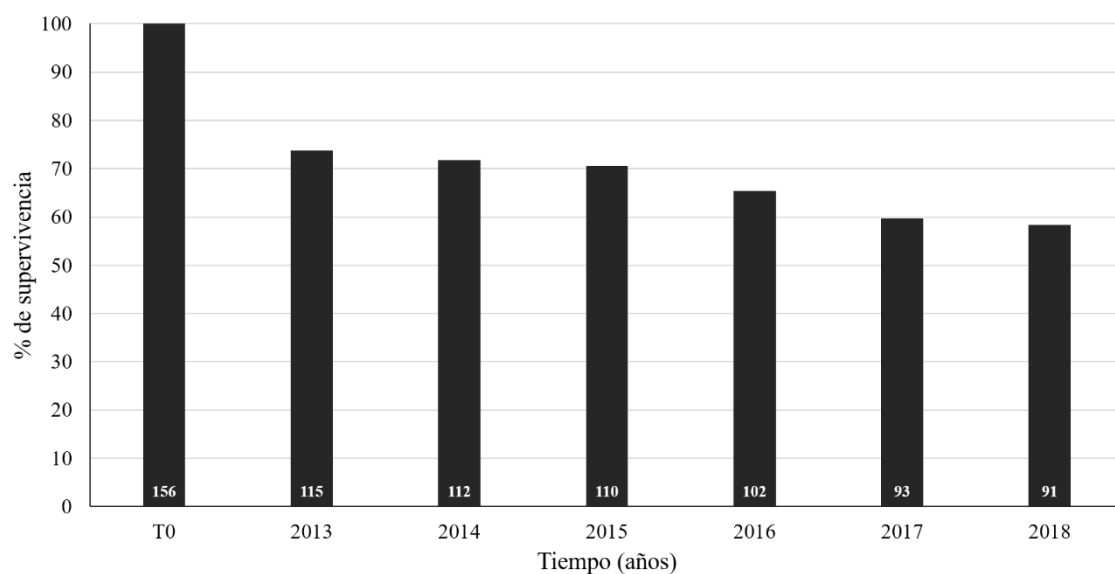


Figura 2. Porcentaje de supervivencia de los individuos de *G. vachoni* desde la eclosión (enero de 2013) hasta junio de 2018. Dentro de cada barra se encuentra el número de individuos sobrevivientes para el respectivo período.

Tabla 1. Duración del período entre mudas de individuos inmaduros de *G. vachoni*. Los resultados se presentan en promedio de días \pm DE.

Muda	Hembras	Machos
1	187,02 \pm 126,85	167,87 \pm 134,05
2	190,80 \pm 126,32	222,33 \pm 114,73
3	223,33 \pm 138,17	202,89 \pm 131,12
4	199,15 \pm 93,40	200,74 \pm 119,11
5	158,26 \pm 76,34	156,09 \pm 66,69
6	187,23 \pm 89,49	182,14 \pm 81,31
7	221,56 \pm 102,21	204,67 \pm 90,75
8	207,37 \pm 93,50	233,63 \pm 93,29
9	178,75 \pm 62,60	206,75 \pm 55,18
10	176,63 \pm 54,25	219,88 \pm 87,52
Promedio	195,53 \pm 106,7	195,04 \pm 108,39



Figura 3. Macho maduro de *G. vachoni* obtenido en el laboratorio.

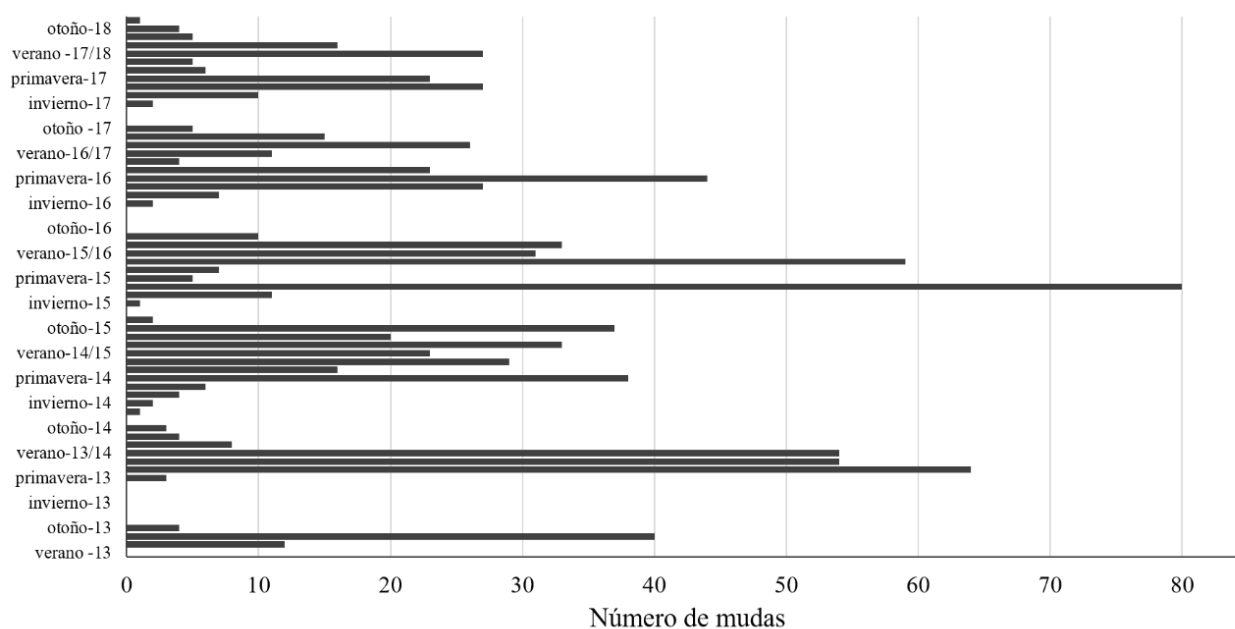


Figura 4. Registro estacional de mudas para los individuos de *G. vachoni* criados en laboratorio.

3.2. Índice Corporal y caracteres somáticos durante el desarrollo

El IC fue significativamente diferente entre mudas tanto para las hembras como para los machos inmaduros (ANOVA, $F=13,41$; $p>0,05$; $F=16,16$; $p>0,05$; respectivamente) (Tabla 3). El porcentaje de crecimiento fue similar para ambos sexos (ANOVA, $F=1,4$; $p>0,05$), siendo de $42,01\% \pm 15,02$ para las hembras y del $40,92\% \pm 15,69$ para los machos (Tabla 3). Tanto en hembras como en machos no se registraron diferencias significativas en el porcentaje de crecimiento entre las mudas a lo largo de todo el desarrollo (ANOVA, $F=1,75$; $p>0,05$ y $F=1,08$; $p>0,05$; hembras y machos respectivamente) (Tabla 3). Los caracteres somáticos patela pata I (3), patela pata IV (4), tibia pata I (5) y tibia pata IV (6) mostraron diferencias durante el desarrollo, aunque no se hallaron diferencias entre hembras y machos (Tabla 4 y Figura 5).

Tabla 3. Índice Corporal y porcentaje de crecimiento de los individuos inmaduros de *G. vachoni*. Letras diferentes indican diferencias significativas en el IC entre mudas ($p<0,05$; test de Tukey) (ANOVA, $F=13$; $p>0,05$; $F=16,16$; $p>0,05$; hembras y machos respectivamente). No se registraron diferencias significativas en el porcentaje de crecimiento entre las mudas a lo largo de todo el desarrollo (ANOVA, $F=1,75$; $p>0,05$; $F=1,08$; $p>0,05$; hembras y machos respectivamente).

Hembras				Machos		
Muda	IC	Tukey	% crecimiento	IC	Tukey	% crecimiento
6	$0,46 \pm 0,2$	A	-	$0,57 \pm 0,16$	A	-
7	$0,66 \pm 0,08$	A	$35,15 \pm 10,26$	$0,59 \pm 0,06$	AB	$52,71 \pm 11,06$
8	$0,78 \pm 0,05$	A	$52,47 \pm 4,59$	$0,79 \pm 0,05$	AB	$47,92 \pm 4,95$
9	$0,89 \pm 0,05$	AB	$40,15 \pm 3,42$	$0,96 \pm 0,05$	BC	$41,64 \pm 3,33$
10	$1,25 \pm 0,07$	BC	$41,75 \pm 3,52$	$1,24 \pm 0,06$	C	$37,24 \pm 3,5$
11	$1,39 \pm 0,10$	C	$32,25 \pm 5,93$	$1,26 \pm 0,1$	C	$37,89 \pm 5,91$

Tabla 4. Medidas de la longitud (milímetros) de los caracteres somáticos de individuos inmaduros de *G. vachoni* a lo largo de su desarrollo. Letras diferentes indican diferencias significativas en la longitud de los caracteres entre mudas ($p < 0,05$; test de Tukey).

		Mudas					
		6	7	8	9	10	11
Patela pata I (mm)	♀	3,03 ± 0,49	3,51 ± 0,18	4,27 ± 0,13	4,64 ± 0,13	5,42 ± 0,16	5,84 ± 0,26
	♂	3,6 ± 0,46	3,92 ± 0,21	4,21 ± 0,14	4,66 ± 0,13	5,32 ± 0,17	5,6 ± 0,3
	Tukey	A	AB	BC	CD	DE	E
Patela pata IV (mm)	♀	3,17 ± 0,42	3,67 ± 0,15	3,98 ± 0,11	4,37 ± 0,11	5,05 ± 0,14	5,46 ± 0,23
	♂	3,46 ± 0,41	3,91 ± 0,18	4,08 ± 0,12	4,53 ± 0,12	4,94 ± 0,27	4,95 ± 0,15
	Tukey	A	AB	BC	CD	DE	E
Tibia pata I (mm)	♀	4,66 ± 0,53	4,98 ± 0,19	5,36 ± 0,14	5,88 ± 0,14	6,86 ± 0,18	7,34 ± 0,28
	♂	4,87 ± 0,56	5,36 ± 0,25	5,63 ± 0,17	6,07 ± 0,16	6,80 ± 0,2	7,49 ± 0,37
	Tukey	A	AB	AB	BC	CD	D
Tibia pata IV (mm)	♀	4,79 ± 0,54	5,68 ± 0,2	6,06 ± 0,14	6,63 ± 0,14	7,46 ± 0,18	7,97 ± 0,29
	♂	5,54 ± 0,55	6,06 ± 0,25	6,31 ± 0,17	6,85 ± 0,16	7,55 ± 0,2	8,02 ± 0,36
	Tukey	A	AB	BC	CD	DE	E

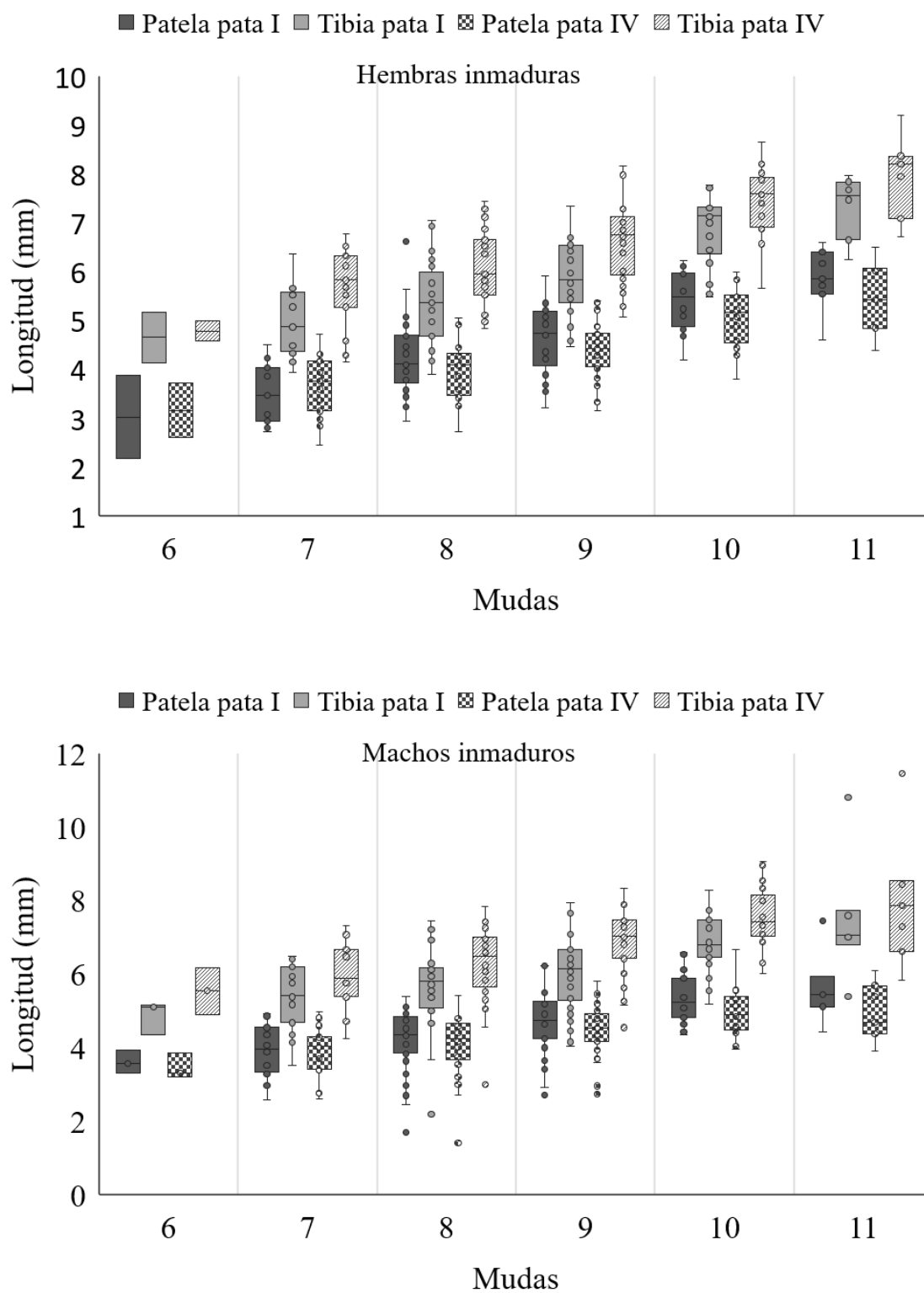


Figura 5. Variación de los caracteres somáticos de las hembras y machos inmaduros de *G. vachoni* a través del desarrollo.

3.3. Índice sexual durante el desarrollo de las hembras de *G. vachoni*

Se registró una correlación positiva entre el IC y el AE en las hembras de *G. vachoni* ($r = 0,82$; $p < 0,05$). El AE fue significativamente diferente entre las mudas durante todo el desarrollo (ANOVA, $F = 16,85$; $p < 0,05$) (Tabla 5). El porcentaje de crecimiento del AE entre mudas fue del $98,64\% \pm 43,83$ y no presentó variaciones entre las etapas del desarrollo (ANOVA, $F=2,57$; $p > 0,05$) (Tabla 5). Los caracteres sexuales longitud de espermatecas (7), ancho de la base de las espermatecas (8), ancho máximo del fundus (9), cuello mínimo de las espermatecas (10) presentaron diferencias significativas entre las mudas (Tabla 6) (Figura 6). Todos los caracteres presentaron mayor diferenciación en la última muda considerada, y el carácter 10 fue el que mostró menor variación a lo largo del desarrollo (Tabla 6).

Tabla 5. Áreas de las espermatecas (AE) y porcentaje de crecimiento en las hembras de *G. vachoni*. El AE fue significativamente diferente entre las mudas durante todo el desarrollo (ANOVA, $F = 16,85$; $p < 0,05$). El porcentaje de crecimiento del AE entre mudas no presentó variaciones entre las etapas del desarrollo (ANOVA, $F=2,57$; $p > 0,05$).

Muda	AE	Tukey	% de crecimiento
6	$0,02 \pm 0,01$	A	-
7	$0,03 \pm 0,01$	A	$99,07 \pm 29,08$
8	$0,04 \pm 0,003$	A	$94,72 \pm 14,54$
9	$0,05 \pm 0,004$	AB	$113,46 \pm 10,28$
10	$0,08 \pm 0,01$	BC	$73,89 \pm 10,62$
11	$0,1 \pm 0,01$	C	$126,10 \pm 16,79$

Tabla 6. Medidas de la longitud (milímetros) de los caracteres sexuales de las hembras inmaduras de *G. vachoni* a lo largo de su desarrollo. Letras diferentes indican diferencias significativas en la longitud de los caracteres entre mudas ($p < 0,05$; test de Tukey).

		Mudas					
		6	7	8	9	10	11
Longitud de espermatecas (mm)	♀	$0,16 \pm 0,05$	$0,23 \pm 0,02$	$0,26 \pm 0,01$	$0,31 \pm 0,01$	$0,39 \pm 0,02$	$0,47 \pm 0,03$
	Tukey	A	AB	AB	BC	CD	D
Ancho de la base de las espermatecas (mm)	♀	$0,11 \pm 0,04$	$0,13 \pm 0,02$	$0,18 \pm 0,01$	$0,19 \pm 0,01$	$0,26 \pm 0,02$	$0,32 \pm 0,02$
	Tukey	A	A	AB	AB	BC	C
Ancho máximo del fundus (mm)	♀	$0,05 \pm 0,02$	$0,08 \pm 0,01$	$0,09 \pm 0,01$	$0,09 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$	$0,14 \pm 0,01$
	Tukey	A	AB	ABC	ABC	BC	C
Cuello mínimo de las espermatecas (mm)	♀	$0,07 \pm 0,01$	$0,07 \pm 0,01$	$0,08 \pm 0,003$	$0,08 \pm 0,004$	$0,09 \pm 0,005$	$0,11 \pm 0,01$
	Tukey	A	A	A	A	AB	B

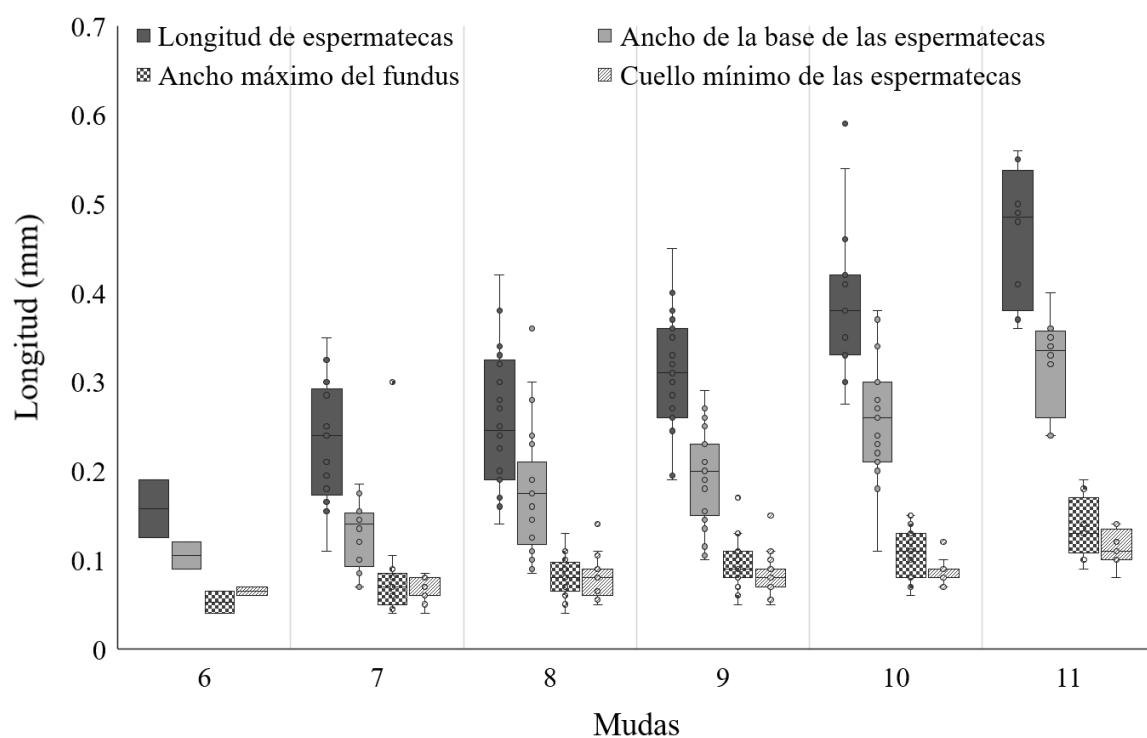


Figura 6. Variación de la medida (milímetros) de los caracteres sexuales de las hembras inmaduras de *G. vachoni*.

3.4. Alometrías somáticas y sexuales

Alometrías en caracteres somáticos. Los machos inmaduros mostraron valores de b más cercanos a 1 que las hembras para la mayoría de los caracteres. Sin embargo, todos los caracteres somáticos presentaron valores de b significativamente menores a 1 (Tabla 7). La longitud de la tibia de la pata IV fue el carácter que registró menor pendiente alométrica en ambos sexos.

Alometrías de caracteres sexuales. Los caracteres longitud de espermatecas (7) y ancho de la base de las espermatecas (8) mostraron un crecimiento alométrico significativamente positivo, con valores de $b > 1$ (Tabla 7). En cambio, los caracteres ancho máximo de fundus (9) y cuello mínimo de las espermatecas (10) presentaron un crecimiento significativo alométrico negativo con valores de $b < 1$.

Tabla 7. Coeficiente alométrico (b) de crecimiento entre los caracteres considerados y el tamaño corporal de los individuos. **indica valores de $b \neq 1$ con $p < 0.001$ (ANOVA).

	Hembras	Machos
<i>Carácter somático</i>		
(3) Patela pata I	0,86**	0,96**
(4) Patela pata IV	0,78**	0,85**
(5) Tibia pata I	0,76**	0,88**
(6) Tibia pata IV	0,67**	0,75**
<i>Carácter sexual</i>		
(7) Longitud de espermatecas	1,22**	-
(8) Ancho de la base de las espermatecas	1,29**	-
(9) Ancho máximo del fundus	0,94**	-
(10) Cuello mínimo de las espermatecas	0,63**	-

4. Discusión

4.1. Etapas de desarrollo, índices de crecimiento y caracteres somáticos

Los artrópodos son un grupo ideal para los estudios de “historia de vida”, ya que el crecimiento y las etapas de desarrollo pueden cuantificarse fácilmente (Higgins y Rankin 1996). El tamaño alcanzado en la madurez sexual está determinado por el número de mudas y por el crecimiento en cada una de ellas. Sin embargo, este crecimiento puede presentar cierta plasticidad debida a la disponibilidad de alimentos, a la heterogeneidad del hábitat y a factores ambientales que condicionan el tamaño de los individuos en la madurez sexual (Higgins y Rankin 1996). Parámetros como la tasa de desarrollo y el tiempo entre cada muda también pueden verse afectados por dicha plasticidad. Las arañas que se mantienen en condiciones ambientales controladas y que reciben la misma alimentación, no presentan diferencias en el crecimiento y en las tasas de desarrollo (Higgins 1993, Higgins 1995). Dicha tasa de desarrollo se ve condicionada por el aumento de peso, es decir, en individuos que ganan peso más lentamente se observan mayores tiempos entre mudas, lo que provoca una reducción en la tasa de desarrollo (Higgins 1995).

En general, las tarántulas presentan una alta tasa de mortalidad (cerca al 99% según Baerg 1958). Sin embargo, los individuos criados en laboratorio están aislados de las condiciones ambientales de la interperie que pueden condicionar su supervivencia, como lo son las temperaturas extremas, la falta de alimento y los predadores. En el presente estudio, se registró una supervivencia del 58% de los individuos de *G. vachoni*, los cuales se encuentran en su mayoría en estado subadulto. Para la tarántula *Brachypelma albopilosum* (Valerio, 1980) se reportó una supervivencia del 40% hasta el estado adulto (Trabalon et al. 2012). Al igual que en estudios preliminares, el período crítico donde se registró la mayor cantidad de muertes en *G. vachoni* comprendió hasta la 3^{er} muda (Trabalon et al. 2012). La proporción sexual de los individuos sobrevivientes fue cercana a 1:1. *Grammostola vachoni* presentó crecimiento y desarrollo lento similar a otras arañas como *Nephila clavipes* (Higgins 2000) y *B. albopilosum* (Trabalon et al. 2012). La frecuencia entre mudas (1,70 veces al año aproximadamente) y la duración entre cada evento no mostró diferencias a lo largo del desarrollo ni entre los sexos, exhibiendo una parcial similitud en la tasa de crecimiento. Estos resultados se ven respaldados con el porcentaje similar al crecimiento somático (entre el 40% y el 42%) para ambos sexos.

Estudios previos en la especie indican que una vez alcanzada la madurez sexual, las hembras de *G. vachoni* continúan mudando con una frecuencia menor, aproximadamente cada dos años (Copperi 2018). Del mismo modo, Trabalon et al. (2012) registraron diferencias en la frecuencia de mudas de *B. albopilosum* a partir de la 8^{va}, 9^{na}, 10^{ma} y 13^{va} muda. Consecuentemente, para analizar la frecuencia de desarrollo total en *G. vachoni* es necesario que los individuos alcancen la madurez sexual de forma de registrar el desarrollo completo de la especie. La falta de los registros de las últimas mudas antes del estado adulto no permite determinar con mayor rigor las diferencias en la tasa de desarrollo.

Hembras y machos a menudo difieren en el tiempo de maduración (Chelini y Hebets 2017). En las migalomorfas, en general se espera que los machos maduren antes que las hembras, de esta forma pueden tener mayor acceso a hembras vírgenes. Si las hembras maduran en corto tiempo, los machos se benefician de madurar temprano, pero si las hembras maduran a lo largo de toda la temporada reproductiva, los machos tienen probabilidades de encontrar hembras vírgenes en cualquier momento y los beneficios de madurar temprano disminuyen. En la subfamilia Theraphosinae, los machos alcanzan la madurez usualmente entre los 4 y los 8 años mientras que las hembras lo hacen entre los 5 y 10 años de vida (Locht et al. 1999). Para *G. vachoni* aún no se ha podido determinar con exactitud el tiempo necesario hasta alcanzar la adultez, pero las evidencias en otras tarántulas señalan que las hembras requieren más tiempo que los machos (Trabalon et al. 2012). El único macho adulto obtenido hasta el momento de la camada analizada, alcanzó el estado adulto después de su 11^{va} muda, mientras que otros machos con la misma cantidad de mudas continúan en estado juvenil o subadulto. Para *B. albopilosum* se registró que los machos consiguen la adultez entre la 8^{va} y la 12^{va} muda, necesitando entre 5 y 6 años para madurar desde la primera muda fuera de la ooteca (Trabalon et al. 2012). En cambio, las hembras de la misma especie alcanzan la adultez entre la 11^{va} y 13^{va} muda; si bien hay hembras inmaduras de *G. vachoni* que han alcanzado la 11^{va} muda, debido a la falta de estructuras sexuales externas, aún no es posible determinar con precisión en qué momento se consideran sexualmente maduras.

Según trabajos preliminares, las espermatecas de las hembras inmaduras en las migalomorfas pueden hallarse en las exuvias después de la 6^{ta} muda (Hancock y Hancock 1998). Galiano 1984, evidenció las espermatecas en *Acanthoscurria sternalis* después de la 6^{ta} muda, a los 209 y 277 días de vida aproximadamente. Para *Avicularia avicularia*,

se reportaron las primeras espermatecas entre la 5-7 muda, correspondiendo a los 300 y 350 días de vida (Stradling 1978). Para una especie de nemésida, *Acanthogonatus centralis* Goloboff, 1995 se estableció la presencia de espermatecas a partir de la 4^{ta} muda (a los 638 días de la eclosión aproximadamente) (Copperi 2018). Coincidiendo con estudios previos en otras especies, las espermatecas de *G. vachoni* fueron registradas a partir de la 6^{ta} muda, aunque se observaron con mayor frecuencia después de la 8^{va} muda. Sin embargo, el equivalente en días de vida es mayor que para las demás especies registradas, requiriendo aproximadamente 1488 días desde la eclosión. Esto permite sugerir que la frecuencia de mudas para *G. vachoni* es más lenta que para el resto de las especies nombradas anteriormente. En estudios anteriores se demostró que factores como la nutrición, la temperatura y los antecedentes genéticos de los individuos afectan el número de mudas, provocando variaciones entre y dentro de las especies (Schultz y Schultz 1998). El índice de crecimiento de las espermatecas en las hembras inmaduras fue cercano al 99%, duplicando el porcentaje de crecimiento somático (del 42%). Además, desde la aparición de las estructuras reproductivas, los porcentajes de crecimiento mantuvieron la misma relación, demostrando un crecimiento acelerado de las espermatecas con respecto al tamaño corporal de los individuos.

La longitud de las patas está asociada con la actividad locomotora de las arañas y proporciona evidencia adicional de que la mayor longitud en las patas de los machos surge como respuesta a la competencia indirecta entre ellos durante la búsqueda de parejas (Grossi et al. 2016). Este dimorfismo sexual en estructuras locomotoras parece estar generalizado en arañas errantes (Calderon et al. 1990, Gasnier et al. 2002, Framenau 2005). Además, desde el punto de vista energético, machos con patas más largas pueden incrementar su eficiencia locomotora aumentando la velocidad de desplazamiento (Grossi y Canals 2015). Esto puede resultar determinante en las oportunidades de cópulas, especialmente en el caso de la familia de arañas Theraphosidae, donde los machos caminantes están concentrados en tiempo y espacio y disponen de un corto período de vida para encontrar a las hembras (Costa y Pérez-Miles 2002). Los resultados expuestos en este capítulo demuestran que los caracteres somáticos locomotores analizados fueron similares entre hembras y machos inmaduros, pero presentaron diferencias en los períodos entre mudas. La longitud de la tibia de la pata IV siempre fue mayor que la tibia de la pata I, mientras que la longitud de la patela en ambas patas fue equivalente. Probablemente, la falta de dimorfismo sexual hallada en *G. vachoni* responda al estado

de desarrollo de los individuos, sugiriendo que la etapa de diferenciación de los órganos locomotores entre los sexos comprende a las últimas mudas antes del estado adulto o tal vez el dimorfismo sexual se exprese en otras partes de las patas, no consideradas en las mediciones realizadas en este estudio (metatarsos y tarsos).

4.2. Alometrías

Existe evidencia que demuestra que la selección de la fecundidad favorece el mayor tamaño en las hembras, provocando la evolución y el mantenimiento del dimorfismo sexual en las arañas (Foellmer y Moya-Laraño 2007). Además, el tamaño de las hembras adultas se correlaciona positivamente con el tamaño de la puesta (Marshall y Gittleman 1994, Higgins 2002). Sin embargo, la relación entre el tamaño de la araña y los sucesos reproductivos es en general más complejo debido a que la historia reproductiva de las hembras depende no sólo del tamaño de la puesta, sino también del número de puestas y de la fertilidad (Roff 2002). Según Higgins (2002) la adición del número de mudas incrementa el tamaño de la puesta, pero prolonga el tiempo de desarrollo, que se traslada a una mayor probabilidad de mortalidad juvenil, una disminución en el tiempo de reproducción durante la temporada y la obtención de cópulas limitadas (Higgins 2000, Moya-Laraño et al. 2002). Las hembras de *G. vachoni*, como las demás migalomorfas, continúan mudando y creciendo después de la muda de maduración, lo que resulta ventajoso ya que pueden ser maduras sexualmente y reproducirse, y al mismo tiempo prolongar su crecimiento y aumentar su fecundidad a través de mudas adultas.

Según Eberhard y Huber (1998), usualmente las estructuras genitales presentan valores alométricos menores que aquellos correspondientes a otras partes del cuerpo en la misma especie. Sin embargo, aún no es posible determinar el crecimiento de las espermatecas en las hembras adultas *G. vachoni*, pero en estudios previos con otras especies del mismo género, se encontró que las espermatecas presentan un crecimiento alométrico positivo con relación al tamaño del cefalotórax (Schiapelli y Gerschman 1962, Pérez-Miles 1989). Coincidiendo con dichos estudios, el carácter cuello mínimo fue el menos variable dentro de los caracteres y el que presentó un mayor crecimiento alométrico negativo respecto al tamaño corporal. En cambio, en ancho de la base y la longitud de las espermatecas de las hembras inmaduras de *G. vachoni* mostraron un crecimiento acelerado respecto al tamaño corporal. Estos resultados sugieren que la

aparición temprana de las espermatecas durante el desarrollo y el crecimiento diferencial de las mismas a lo largo de las mudas pueden formar parte de una estrategia que permita la obtención de espermatecas más grandes con la posibilidad de almacenar mayor cantidad de esperma.

Respecto a los caracteres somáticos, se ha demostrado que los machos de las arañas presentan una relación alométrica positiva entre las patas y el ancho del cefalotórax (Eberhard et al. 1998, Uhl et al. 2004), lo que se traduce en un incremento en la movilidad y mayor eficiencia en la locomoción (Fernández-Montraveta y Cuadrado 2013). Sin embargo, los resultados presentes en este capítulo muestran que las estructuras locomotoras tanto para hembras como machos inmaduros presentan crecimientos alométricos negativos respecto al tamaño corporal. Según Framenau (2005), esto se explica a partir de la suposición que las alometrías en la longitud de las patas aumentan durante las últimas mudas antes del estado adulto. Por ejemplo, Grossi et al. (2016) registraron que los machos de *G. rosea* presentaron isometría en todas las variables que analizaron, indicando que el aumento de la masa corporal está acompañado por un crecimiento proporcional en las estructuras locomotoras. En contraste, demostraron que las hembras sólo presentan crecimiento isométrico para el área del opistosoma, mientras que el resto de las variables mostró un crecimiento alométrico negativo. Fremenu y Hebets (2007) proponen que las diferencias en la proporción de la longitud de las estructuras locomotoras podrían favorecer la selección por comportamiento de búsqueda de pareja. Sin embargo, Grossi et al. (2016) explican que estas diferencias no siempre se relacionan con ventajas locomotoras, sino que pueden estar relacionadas a competencias directas durante enfrentamientos macho-macho, despliegues durante el cortejo o a una reducción en el riesgo de canibalismo sexual (Elgar et al. 1990, Tseng y Roew 1999, Fremenu y Hebets 2007). No obstante, en las tarántulas no se observan combates directos entre machos, sino que la competencia es indirecta y está basada en la capacidad de cada individuo para encontrar hembras con las que reproducirse. Es por eso, que Stoltey y Shillington (2009) plantean que los rasgos como la locomoción y velocidad, influenciados por la longitud de las patas, son cualidades que aumentan el éxito reproductivo.

CAPÍTULO III

Preferencias alimentarias y térmicas de
Grammostola vachoni: aproximaciones
para la caracterización del nicho

1. Introducción

La medición del uso de recursos por parte de un grupo de individuos o de una especie da idea de las características o dimensiones del nicho que define las condiciones en las cuales podría crecer o mantenerse en el tiempo (Milesi y López de Casenave 2005). Hutchinson llamó “nicho fundamental” al conjunto de valores de esas condiciones y variables (Hutchinson 1957). Resulta complejo conocer el nicho fundamental de una especie, sin embargo, es posible estimarlo mediante el cálculo de variables fisiológicas o a través de experimentos en aislamiento para poner a prueba la influencia de los factores individuales sobre la distribución de la especie (Milesi y López de Casenave 2005).

Si se considera que cada especie utiliza un conjunto de recursos fijos para sobrevivir y reproducirse, ante un cambio direccional en la disponibilidad de dichos recursos o de una variable ambiental, se espera que: 1) actúe la selección natural y genere un desplazamiento de nicho de la especie, sin que haya necesariamente consecuencias numéricas en la abundancia; ó 2) se produzca una tendencia a la extinción por recursos o condiciones inapropiadas (Milesi y López de Casenave 2005). Sin embargo, la mayoría de las poblaciones son una mezcla de ambos extremos, y la probabilidad de adaptación o extinción es diferente según las variables y los organismos analizados.

Frecuentemente se utiliza el término *topophilia* (*topos*: lugar; *philia*: afinidad por) (Rao 2017) para incluir tanto preferencias conductuales como estructurales de las especies. Puede considerarse que la *topophilia* es conceptualmente similar a la amplitud de nicho, donde se representa el rango de tolerancias y condiciones requeridas por un organismo para sobrevivir en determinada área. Las arañas seleccionan el microhábitat considerando un gran número de variables, entre ellas se pueden mencionar las variables ambientales como la disponibilidad de presas y las variables microclimáticas (Rézak et al. 2018). Entre estas últimas, se considera a la temperatura como uno de los parámetros principales ya que influye en la duración de los periodos de actividad, y en consecuencia, puede tener un impacto importante en el comportamiento y en la ecología de los individuos (Riechert y Tracy 1975, Hammerstein y Riechert 1988, Shillington 2002, Alfaro et al. 2012, Veloso et al. 2012). Por lo tanto, los factores abióticos como la temperatura y la disponibilidad de presas pueden influir en la selección del hábitat de las arañas y en los límites de su nicho (Rao 2017).

La degradación y reducción del hábitat además de afectar la densidad poblacional de las arañas, probablemente influye sobre numerosos recursos, entre ellos la disponibilidad de presas y la calidad de los refugios. La falta de estudios sobre la ecología alimentaria y los parámetros térmicos de las tarántulas generan un vacío de información que limita la extrapolación de resultados y la interpretación de las perspectivas de permanencia de la especie en un hábitat en continuo retroceso. La importancia en determinar qué condiciones y parámetros limitan la presencia y distribución de *G. vachoni*, radica en el hecho que es la única especie de araña endémica y amenazada característica del pastizal serrano en Argentina. Además, dicho ambiente está sometido a una continua degradación, por lo que la necesidad de entender y obtener más información sobre la especie es fundamental para proporcionar mayor respaldo para su conservación.

Específicamente, conocer y establecer los requerimientos alimentarios de *G. vachoni* además de generar información de la especie en sí misma también permite comprender las interacciones con sus presas. De modo que, tanto el rendimiento alimentario como la preferencia de presas, son aspectos importantes que revelan la especialización trófica y la importancia de los diferentes tipos de presas en la historia de vida de las especies (Litsios et al. 2012, García et al. 2016).

Del mismo modo, *G. vachoni* como todas las migalomorfas y el resto de los ectotermos, depende del micro-ambiente térmico para ahorrar energía, reproducirse y capturar presas (Canals et al. 2007, Figueroa et al. 2010, Veloso et al. 2012). Para este grupo de arañas, las preferencias térmicas y el punto térmico óptimo son poco conocidos (Seymour y Vinegar 1973, Shillington 2002, Alfaro et al. 2012, Veloso et al. 2012); por lo que estudios en esta área son necesarios para evaluar la aptitud de los hábitats térmicos y describir la ecología térmica de las especies (Hertz et al. 1993, Canals 1998, Alfaro et al. 2012).

Resulta difícil estudiar las limitaciones o preferencias de las tarántulas en su ambiente natural. Debido a su escasa abundancia y sus hábitos crípticos, es complejo estimar ciertos parámetros como la ecología trófica y las preferencias térmicas. Como consecuencia, se plantearon experiencias a laboratorio que permitieron estudiar de forma aisladas aquellas características que resultan de interés. Dado que *G. vachoni* es una especie vulnerable según la UICN, se intentó reducir al mínimo la cantidad de individuos capturados para realizar las experiencias; por lo que se priorizó la utilización de individuos nacidos y mantenidos en el laboratorio. Sin embargo, para estimar ciertos parámetros es necesario

conocer los requerimientos de individuos sometidos a las condiciones naturales del ambiente, en tal sentido se realizó la colecta en su hábitat natural con la posterior devolución a su lugar de origen.

En este capítulo se aborda tanto la ecología trófica como los requerimientos térmicos de la tarántula *G. vachoni*. Se realizaron experimentos en laboratorio, y además se obtuvieron datos a campo que permitieron agregar y complementar la historia natural de la especie. El presente capítulo se divide en dos secciones experimentales con el fin de facilitar su lectura y comprensión; se abordan dos objetivos principales:

-Primera sección: Estudios tróficos en *Grammostola vachoni*

Objetivo principal: Describir el rendimiento alimentario y la preferencia de presas de *G. vachoni*, bajo condiciones de laboratorio.

-Segunda sección: Preferencias térmicas y curvas de rendimiento térmico en *Grammostola vachoni*

Objetivo principal: Caracterizar las temperaturas preferidas por *G. vachoni*, para individuos aclimatados en laboratorio y no aclimatados y determinar cómo afectan las diferentes temperaturas el rendimiento de la especie.

PRIMERA SECCIÓN

Estudios tróficos en *Grammostola vachoni*

1. Introducción

Las arañas son consideradas el grupo más diverso de depredadores terrestres y pueden capturar diferentes tipos de presas a lo largo de su ciclo de vida (Coddington y Levi 1991). La diversidad de presas aceptadas por las arañas varía entre especies y entre estados de desarrollo dentro de la misma especie. En la naturaleza, se pueden encontrar especies que presentan diferentes amplitudes en la dieta: especies eurífagas (dieta de rango amplio, compuesta por gran variedad de tipos de presas) o especies estenófagas (dieta de rango estrecho) (Pékar y Toft 2015). Pékar et al. (2012) sostienen que la mayor parte de las arañas son eurífagas de modo que capturan y consumen una gran variedad y diversidad de presas a lo largo de su ciclo de vida. Esta adquisición de alimentos es fundamental para los animales ya que influye directamente sobre su *fitness* (Breed y Moore 2015).

La ecología trófica de las arañas ha sido extensamente explorada (Miyashita 1992, Riechert y Lawrence 1997, Punzo 2002, Cheli et al. 2006, Morse 2007, Pompozzi et al. 2013, García et al. 2014, Líznavá y Pékar 2015, Pekár y Toft 2015, Petrakova et al. 2015, Michálek et al. 2017, Pompozzi et al. 2018), pero el conocimiento respecto a los terafósidos es escaso y se reduce a unos pocos estudios (Yañez y Floater 2000, Pérez-Miles et al. 2005, Kosiba et al. 2012). Pékar et al. (2012), consideran al suborden Mygalomorphae como depredadores generalistas. Dentro de este grupo, los terafósidos son depredadores pasivos con una estrategia del tipo *sit and wait*, que se caracteriza por esperar a sus presas en la entrada de la cueva o cerca de ella (Stradling 1994, Loch et al. 1999). Este tipo de estrategia es influenciada por numerosos factores, entre ellos se incluyen: el riesgo a ser atacados, el tiempo de captura y consumo de la presa, el gasto y la ganancia energética, el tiempo de inanición, la experiencia y la etapa de desarrollo del individuo (Morse 2007).

Particularmente, para los depredadores generalistas, otros aspectos son muy importantes en la decisión de captura, por ejemplo la disponibilidad de presas, la eficiencia y el tiempo de captura, el tiempo de ingestión y digestión, la energía requerida

para dominar a la presa y el efecto de la tasa energética de consumo. Asimismo, estos factores varían entre individuos heteroespecíficos como coespecíficos debido al tipo de presas y a el tamaño de las arañas dentro de la misma especie (Eberhard et al. 2006, Weng et al. 2006, Morse 2007, Kosiba et al. 2012). Otros parámetros como la efectividad alimentaria y la tasa de ingestión permiten estimar el rendimiento efectivo de los diferentes tipos de presas. En este trabajo se definió la combinación de dichos parámetros como “rendimiento alimentario”.

El **objetivo principal** que se aborda en esta sección es describir el rendimiento alimentario y la preferencia de presas de *G. vachoni*, bajo condiciones de laboratorio. Se plantearon los siguientes **objetivos secundarios**: 1) Determinar la frecuencia alimentaria y analizar los cambios en la masa de los individuos; 2) Establecer la preferencia sobre cuatro tipos de presas y medir el tiempo de latencia y de consumo para cada tipo; 3) Calcular la efectividad alimentaria y la tasa de ingestión como estimación del rendimiento alimentario.

Se ponen a prueba las siguientes **hipótesis**: 1) *Grammostola vachoni* presenta baja frecuencia alimentaria ya que el subgrupo Mygalomorphae se caracteriza por poseer bajas tasas metabólicas (Canals et al. 2012); 2) *Grammostola vachoni* muestra preferencia sobre los tipos de presa que maximizan su ganancia de masa, como lo observado para otras especies de arañas, donde se reporta que las presas son seleccionadas por su contenido nutricional (Schmidt et al. 2012a); 3) Tanto la efectividad alimentaria como la tasa de ingestión pueden ser utilizadas como indicadores del rendimiento alimentario.

2. Materiales y métodos

2.1. Arañas

Debido a que *G. vachoni* se encuentra categorizada como vulnerable según la Lista Roja de la UICN, se decidió utilizar en los experimentos sólo individuos juveniles provenientes del *stock* del laboratorio. Se utilizaron individuos de entre 7 y 9 mudas de vida (dimensiones del cefalotórax: $8,72 \pm 2,05$ mm largo y $7,79 \pm 1,58$ mm ancho; promedio \pm DE). Los especímenes se mantuvieron separados individualmente en terrarios plásticos (13 x 11 x 5 cm) con una temperatura constante de 24 ± 2 °C y un fotoperiodo de 12:12 horas. Se alimentaron una vez por semana con cucarachas (*Blatella germanica*) excepto durante el periodo experimental. Todos los individuos utilizados durante el experimento se encontraron en condiciones físicas y nutricionales similares.

2.2. Protocolos comunes en los experimentos

Todos los experimentos fueron realizados en cajas plásticas (13 x 16 x 6,5 cm) sin sustrato en la base para igualar las condiciones. Antes de los experimentos, los individuos de *G. vachoni* se mantuvieron en inanición por 7 días para estandarizar los niveles de hambre. Se utilizaron 4 tipos de presas: *Gryllus assimilis* (Orthoptera: Gryllidae), *Shelfordella tartara* (Dictyoptera: Blattellidae) y larvas y adultos de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). Dichas presas fueron seleccionadas en base a restos hallados y colectados en las cuevas de *G. vachoni* durante los muestreos a campo (Figura 1). Dichos restos fueron posteriormente analizados en el laboratorio donde se reportó la presencia de élitros y patas “saltadoras” entre otras. Por otra parte, en estudios previos se reportó elevada abundancia de estos grupos de artrópodos en el sitio de estudio (Schwerdt et al. 2012). Se utilizó la especie de cucaracha *S. tartara* para eliminar los posibles efectos de aclimatación a *B. germánica*. Todas las presas ofrecidas fueron de menor tamaño que las arañas y no registraron diferencias en la masa seca entre los diferentes tipos de presas (masa seca a 60°C por 24 hs; ANOVA, $F=2,57$; $p>0,05$). Antes y después de cada experimento se pesaron las arañas y las presas (o restos) con una balanza de precisión Denver AA-160 (0,001 g). Los análisis estadísticos fueron realizados mediante InfoStat (Di Rienzo et al. 2016). La normalidad y homogeneidad fueron evaluadas con los test de Levene y Shapiro-Wilk. En la sección de cada experimento se describen los tratamientos usados. Los resultados se expresan como promedio \pm desvío estándar.



Figura 1. Restos de presas hallados en cuevas de *Grammostola vachoni* durante el periodo de estudio.

2.3. Experimentos

2.3.1. Frecuencia de alimentación y aceptación de presas

Se ofrecieron los 4 tipos de presas en orden aleatorio a 27 individuos de *G. vachoni*. Si la araña no atacó después de una hora, la presa fue removida y reemplazada por una presa diferente. Este procedimiento se repitió hasta que fueron presentados todos los tipos de presas. Si la araña aceptaba la presa, luego de su consumo se ofrecía el siguiente tipo de presa (Figura 2). El experimento terminó cuando cada araña se alimentó de al menos dos tipos de presas o hasta que cada araña completó el límite de 23 días de experimento. La frecuencia de alimentación se calculó como el número de días con consumo en relación con la cantidad de días del experimento para cada individuo. La aceptación de presas fue el cociente entre el número de presas consumidas de determinado tipo y el número total de presas ofrecidas. Se utilizó el test ANOVA (Zar 1999) para comparar masas y frecuencias, y la correlación de Pearson para explorar las posibles relaciones entre la masa ganada por las arañas y el número de presas consumidas.

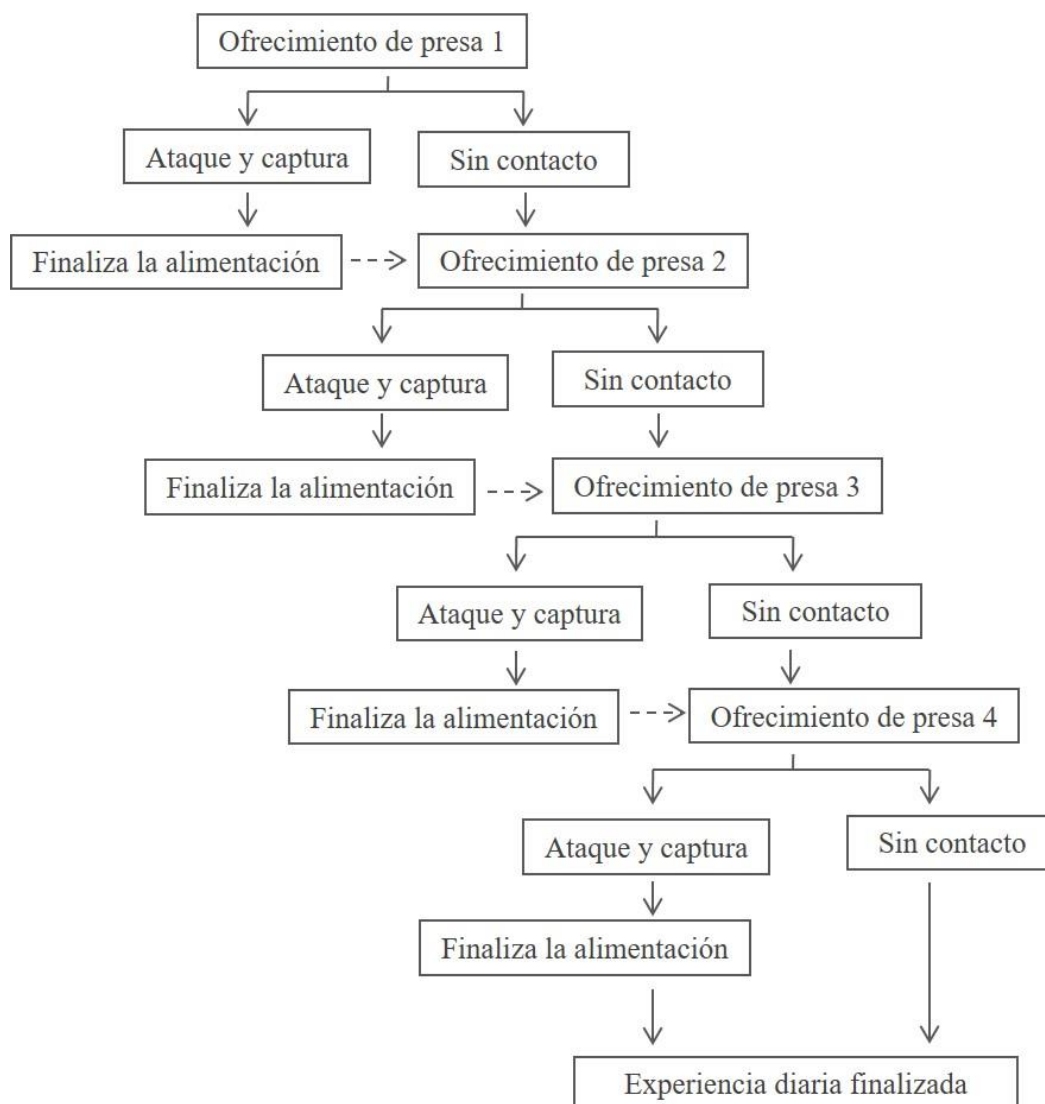


Figura 2. Descripción de las experiencias diarias para determinar la frecuencia de alimentación de *G. vachoni*. En el caso de no registrarse ataque y captura, el tiempo de espera hasta ofrecer la siguiente presa fue de 60 minutos.

2.3.2. Preferencia de presas

Se llevaron a cabo test de presentación simultánea: se ofrecieron al mismo tiempo dos tipos de presas diferentes a un total de 30 individuos de *G. vachoni*. Se utilizaron grillos, cucarachas y larvas de coleópteros en las 3 combinaciones posibles. Para cada tipo de combinación se seleccionaron 3 grupos de arañas (n=10) y se realizaron 3 réplicas con cada individuo. Las presas se depositaron en la caja plástica donde previamente se encontraba la araña, luego se observó si las arañas entraban en contacto con ambos tipos de presas antes de seleccionar a una de ellas. Los ensayos donde la araña capturó una

presa antes de entrar en contacto con la otra fueron descartados. En este caso, se removieron las presas y se repitió el experimento después de una hora. Si la araña contactó con ambos tipos de presas, se esperó una hora y si no seleccionó ninguna de las presas el experimento fue repetido al día siguiente (Figura 3). Se midió el tiempo de latencia hasta el primer ataque (TL; tiempo que ocurre desde que se deposita la presa hasta el ataque de la araña), y el tiempo de consumo (TC; tiempo que ocurre entre que la araña comienza a alimentarse hasta que descarta el residuo de la presa). Para explorar las preferencias entre el tipo de presas y comparar el tiempo de latencia y consumo se utilizaron un test Binomial y un test ANOVA respectivamente (Zar 1999).

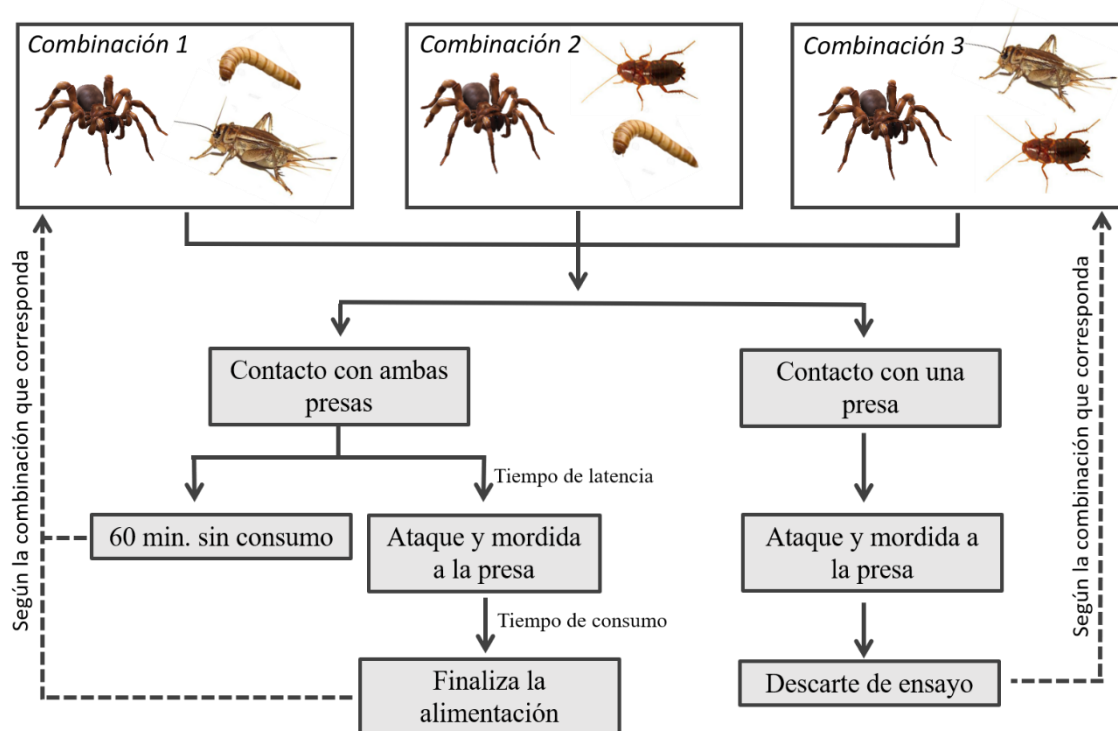


Figura 3. Esquema del experimento para determinar la preferencia de presas de *G. vachoni*. Se muestran las tres combinaciones utilizadas: combinación 1 (*Gryllus assimilis* contra larvas de *Tenebrio molitor*), combinación 2 (*Shelfordella tartara* contra larvas de *Tenebrio molitor*), combinación 3 (*Gryllus assimilis* contra *Shelfordella tartara*).

2.3.3. Efectividad alimentaria y tasa de ingestión

Se midió el TC y los residuos de las presas fueron colectados y pesados para determinar la biomasa total consumida por cada araña, ésta metodología se considera apropiada para comparar presas con masas similares (Southwood 1978). Se calculó la efectividad alimentaria (EA) como el cociente entre la biomasa consumida (masa descartada/masa inicial de la presa) y el TC para cada tipo de presa y para cada araña (mg hs^{-1}). Para estimar la tasa de ingestión (TI) se calculó el cociente entre la masa ganada por la araña después de la alimentación (masa inicial/masa final) y el TC para cada tipo de presa y para cada araña (mg hs^{-1}). Para comparar los parámetros entre el tipo de presa se utilizó el test ANOVA y para explorar las posibles relaciones lineales se usó la correlación de Pearson.

3. Resultados

3.1. Frecuencia de alimentación y preferencia de presas

De un total de 27 individuos de *G. vachoni*, 23 consumieron al menos un tipo de presa durante el periodo experimental. Se ofrecieron un total de $71,5 \pm 30,12$ presas por cada araña. La frecuencia de alimentación fue de 11 ± 8 días y el total de presas consumidas por cada araña fue de $2,66 \pm 1,69$ (con valores entre 1 y 8). Los grillos fueron el tipo de presa más frecuentemente aceptadas (35,6%) seguidos por los coleópteros adultos y cucarachas (26% y 22%, respectivamente). Las larvas de coleópteros fueron el tipo de presa con menos aceptación (17%).

Durante el periodo experimental, las arañas registraron una ganancia en su masa de $269,1 \text{ mg} \pm 149,2$, representando un aumento de 24,04% sobre la masa inicial (con una variabilidad entre individuos de 9,48% y 51%) (Figura 4). El mayor aumento de masa se registró con el consumo de grillos (12,43%), seguido por las larvas de coleópteros y las cucarachas (10,29% y 7,54%, respectivamente), la menor ganancia registrada se obtuvo con el consumo de los coleópteros adultos (4,04%) (Figura 5). Se registró una correlación positiva entre la ganancia de masa y el número de presas consumidas (Pearson, $r=0,76$; $p<0,01$) (Figura 4). El aumento registrado en la masa de los individuos después de la alimentación tendió a decrecer a lo largo del experimento, independientemente del tipo y la cantidad de presa consumida. Los individuos que no se alimentaron disminuyeron su masa con respecto a la masa corporal inicial (Figura 6).

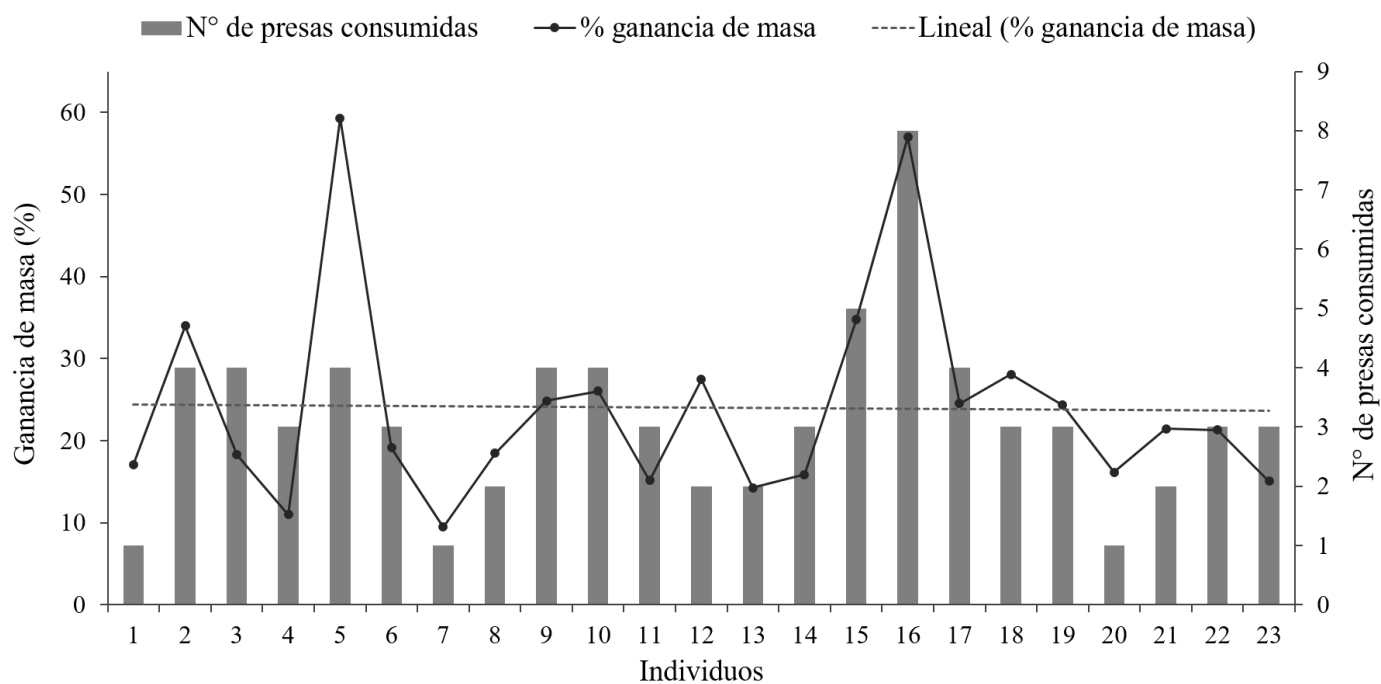


Figura 4. Ganancia de masa (%) respecto a la masa inicial de *G. vachoni*, según el número de presas consumidas por cada individuo. En líneas punteadas se observa el porcentaje de ganancia media para todos los individuos.

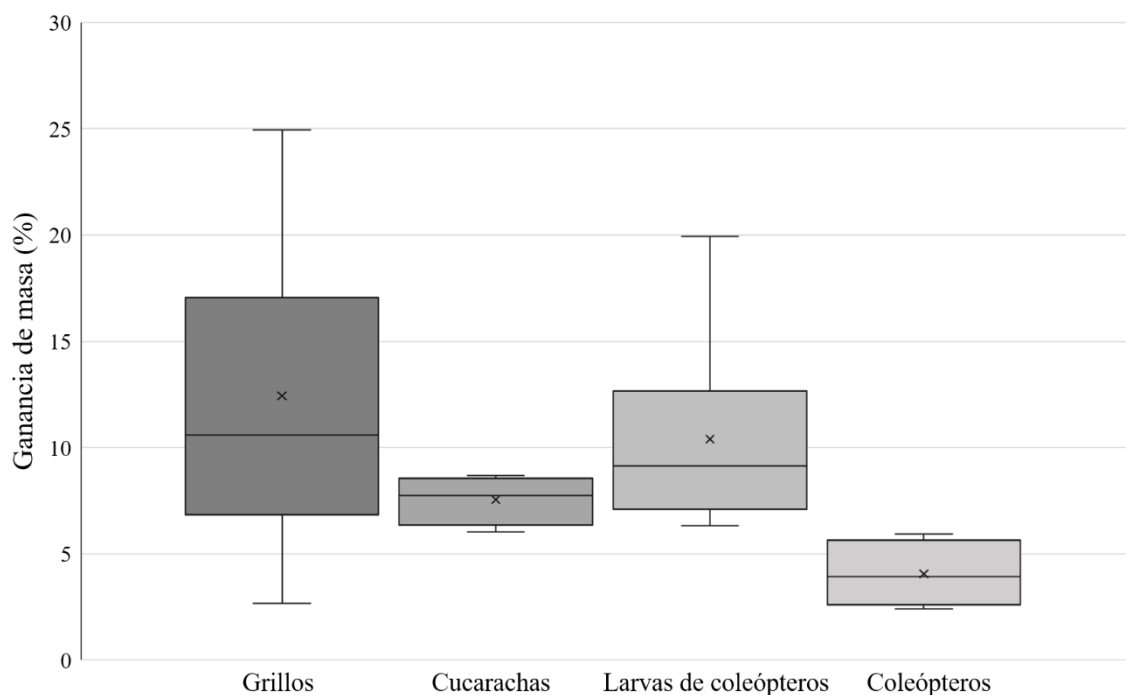


Figura 5. Comparación de la proporción de masa ganada (%) por *G. vachoni* para los diferentes tipos de presas. La línea media en cada caja representa la mediana de la ganancia de masa; las cruces indican el promedio de ganancia para cada tipo de presa. La masa ganada fue significativamente diferente entre los tipos de presas, ANOVA ($F=2,36$; $p<0,01$).

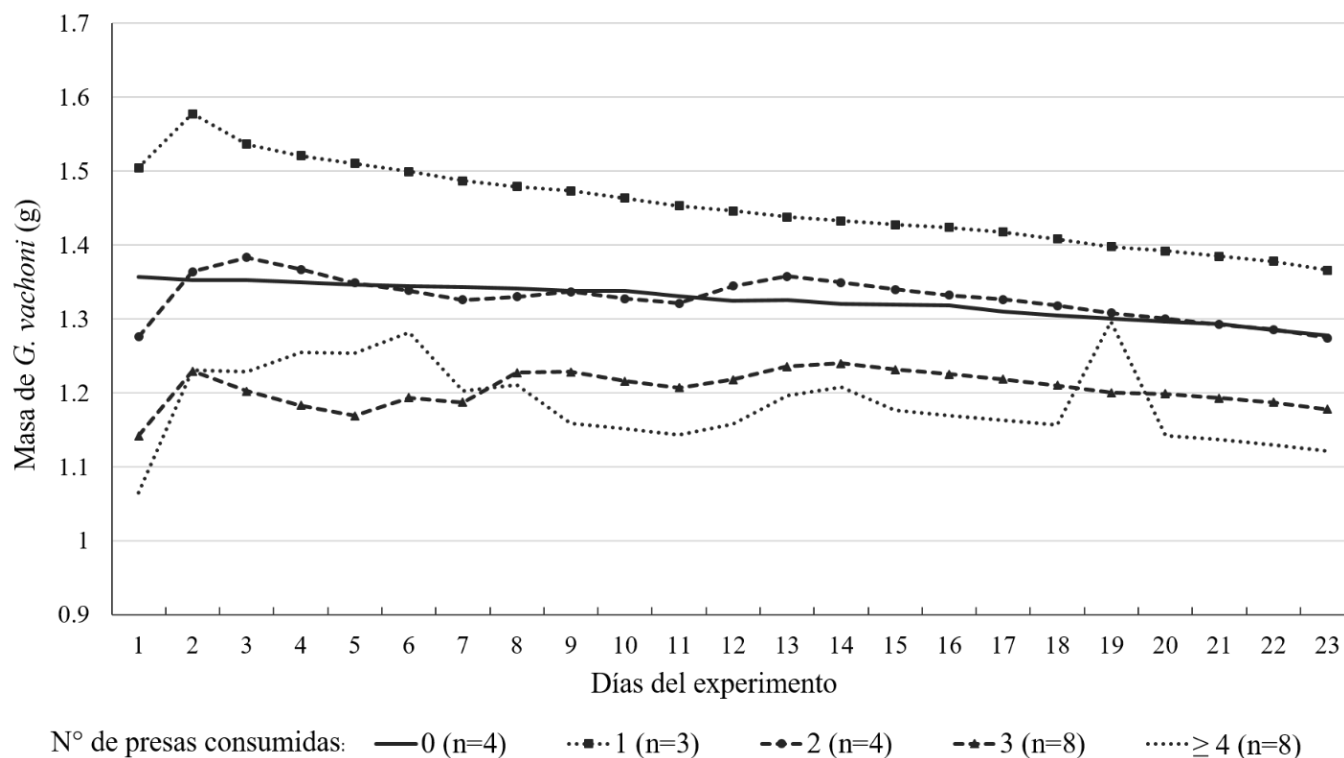


Figura 6. Monitoreo diario de la masa corporal de *G. vachoni* clasificada según el número de presas consumidas durante todo el experimento (N=27).

Respecto a la preferencia de presas, no se registraron diferencias significativas para ningún tipo de presa (Test Binomial, $p > 0,05$). El tiempo de latencia fue similar para grillos, cucarachas y larvas de coleópteros (Figura 7). Mientras que, para el tiempo de consumo se encontró que grillos y larvas de coleópteros presentaron tiempos significativamente mayores que el resto de los tipos de presas (ANOVA, $F = 12,48$; $p < 0,01$) (Figura 7).

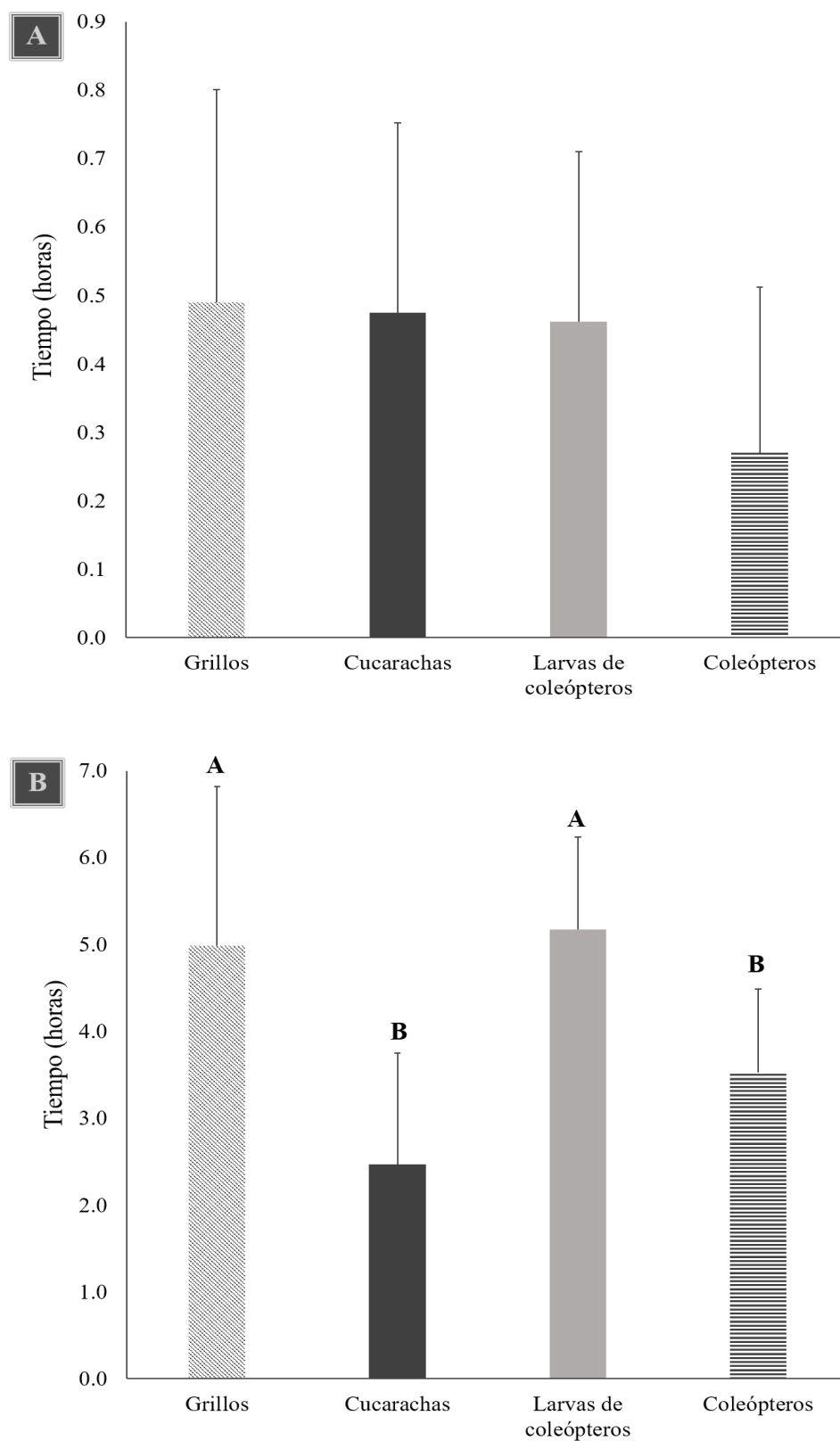


Figura 7. A) Tiempo de latencia (TL; horas) para los diferentes tipos de presas. B) Tiempo de consumo (TC; horas) para los diferentes grupos de presas. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$; test de Tukey).

3.2. Efectividad alimentaria (EA) y tasa de ingestión (TI)

Se encontró una correlación positiva significativa entre la EA y la TI (Pearson, $r=0,88$; $p<0,01$) (Figura 8). Las mismas tendencias fueron registradas para ambos parámetros; se observó que la EA fue significativamente mayor para grillos ($68,43 \text{ mg hs}^{-1} \pm 16,36$), seguido por las cucarachas ($52,98 \text{ mg hs}^{-1} \pm 11,06$) y larvas de coleópteros ($37,69 \text{ mg hs}^{-1} \pm 18,61$) (ANOVA, $F=12,68$; $p<0,01$). Del mismo modo, la TI fue mayor para grillos y cucarachas ($44,87 \text{ mg hs}^{-1} \pm 16,04$ y $36,41 \text{ mg hs}^{-1} \pm 9,89$; respectivamente) y menor para larvas de coleópteros ($18,51 \text{ mg hs}^{-1} \pm 16,39$).

Se hallaron correlaciones positivas significativas entre la masa de las presas y la EA y TI (Pearson, $r=0,63$; $p<0,01$ y $r=0,64$; $p<0,01$; respectivamente) (Figura 9). Para estos dos parámetros también se registró una correlación positiva con la masa inicial de la araña (Pearson, EA: $r=0,27$; $p<0,05$; TI: $r=0,34$; $p<0,01$) (Figura 10).

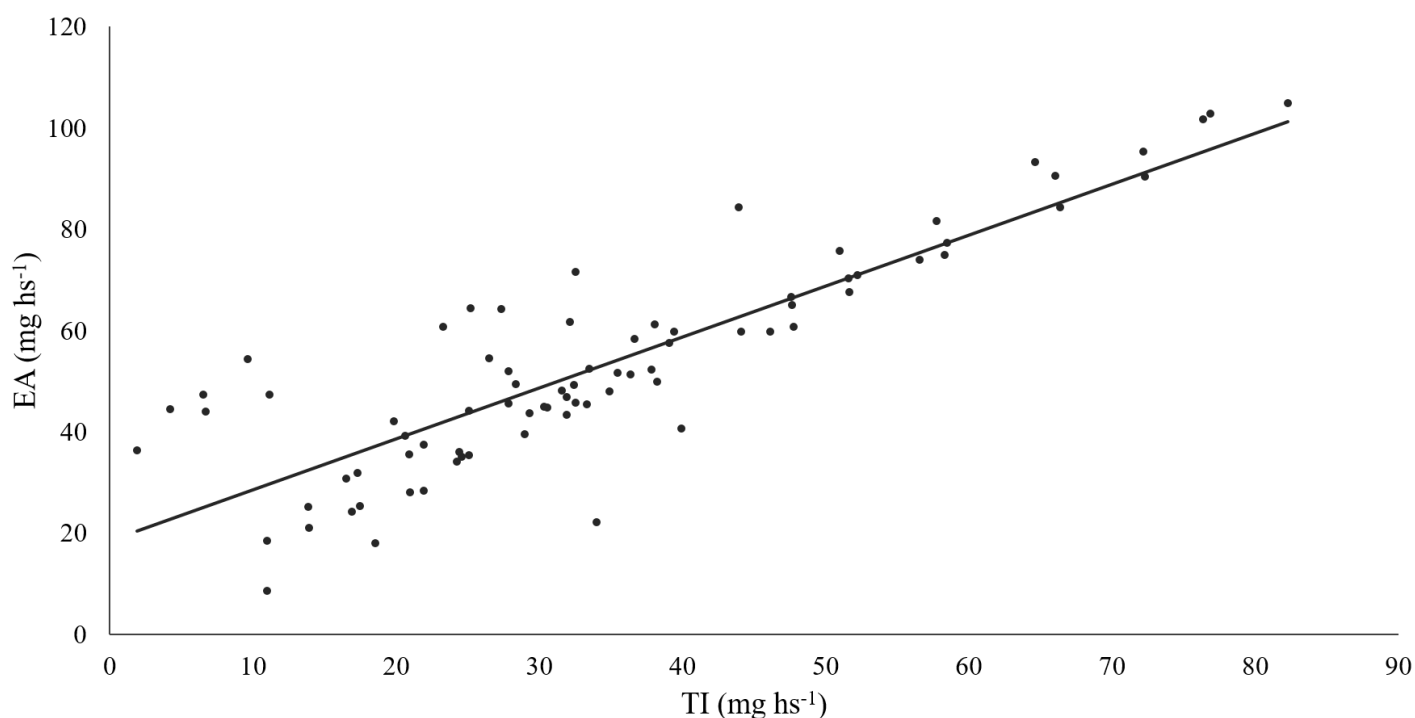


Figura 8. Relación entre la efectividad alimentaria (EA) y la tasa de ingestión (TI). La línea es una estimación de la relación lineal entre los dos parámetros.

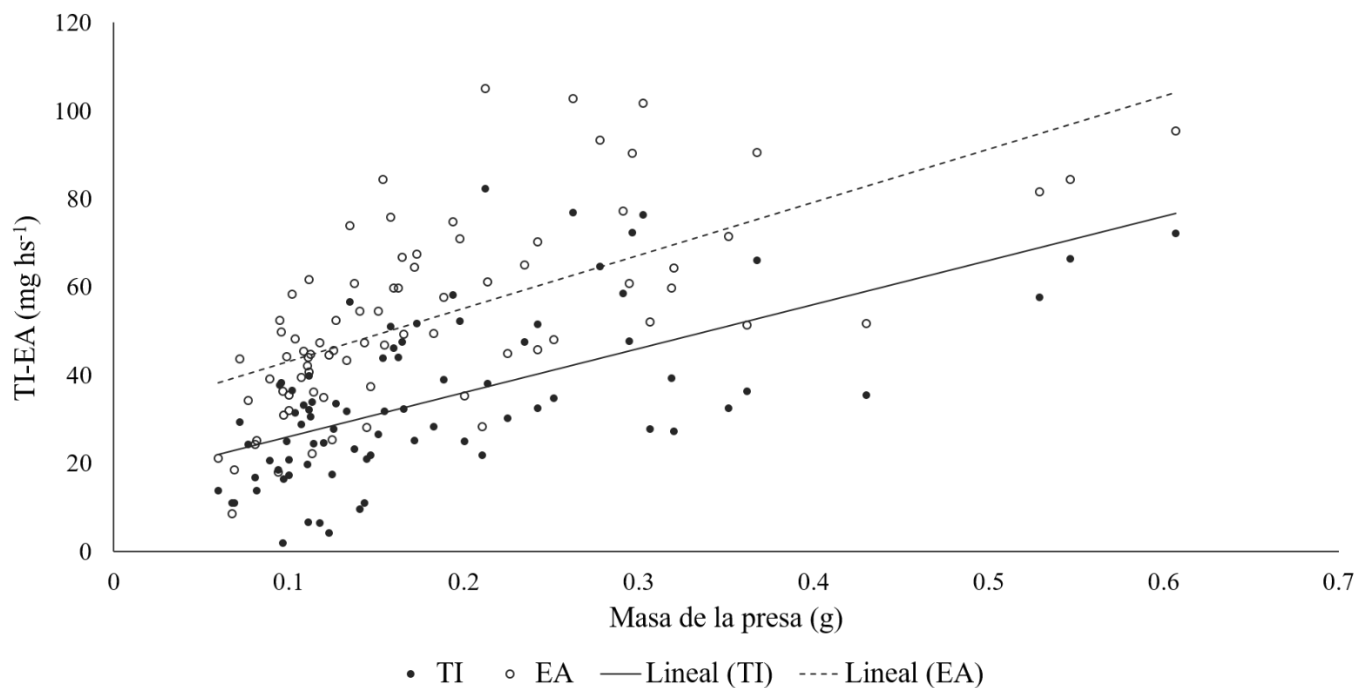


Figura 9. Variación en la tasa de ingestión (TI; mg hs^{-1}) y la eficacia alimentaria (EA; mg hs^{-1}) en función de la masa de la presa (g). Los círculos negros indican la tasa de ingestión (TI) y los círculos blancos representan la eficacia alimentaria (EA). Las líneas indican la estimación de la relación lineal de los parámetros.

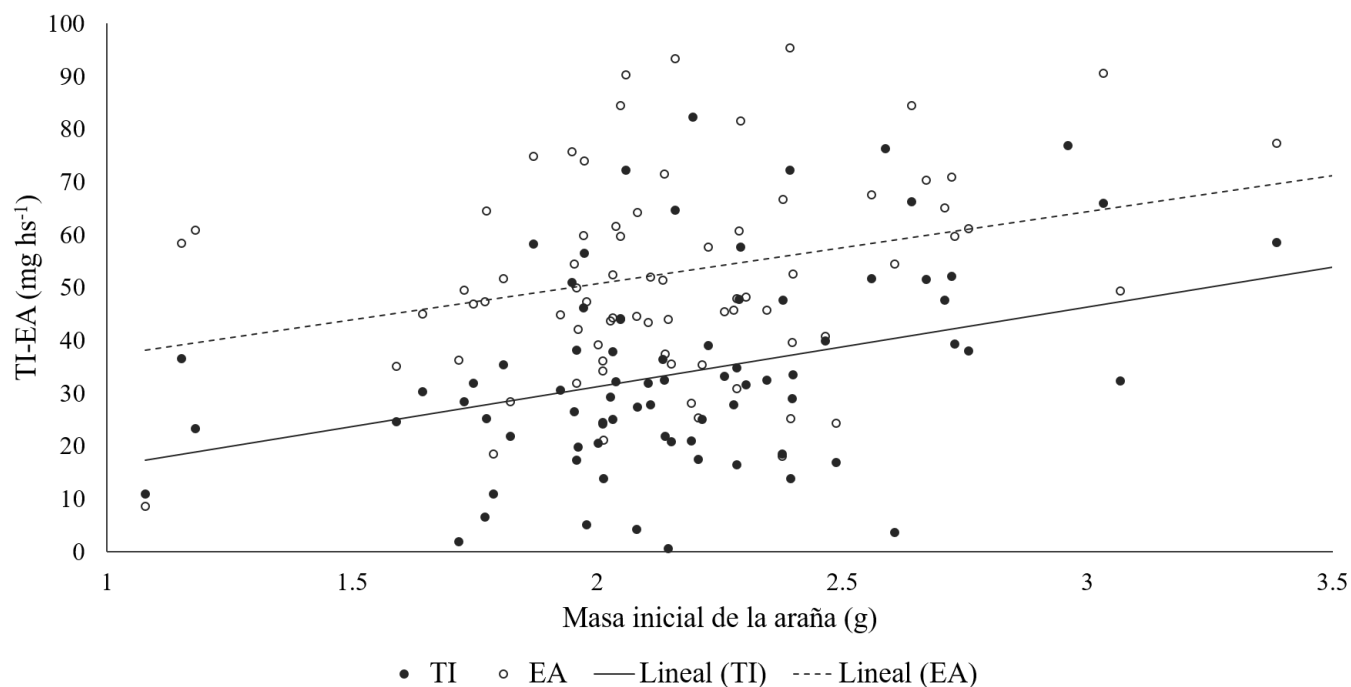


Figura 10. Variación en la tasa de ingestión (TI; mg hs^{-1}) y la eficacia alimentaria (EA; mg hs^{-1}) en función de la masa inicial de la araña (g). Los círculos negros indican la tasa de ingestión (TI)

y los círculos blancos representan la eficacia alimentaria (EA). Las líneas indican la estimación de la relación lineal de los parámetros.

4. Discusión

Las tarántulas en general presentan tasas metabólicas bajas, menores a las de otras arañas y con la particularidad de poder sobrevivir por largos períodos de tiempo sin alimentarse, siendo una gran ventaja en el momento de afrontar condiciones ambientales desfavorables (Greenstone y Bennett 1980, Philip y Shillington 2006, Jensen et al. 2010, Philip y Shillington 2010, Canals et al. 2012). De hecho, se espera que los terafósidos tengan una tasa metabólica en reposo de entre un 31% y 35% (Anderson 1970). Por estos antecedentes, en esta sección se trabajó bajo la hipótesis que *G. vachoni* presenta una baja frecuencia alimentaria. Sin embargo, en pocos estudios se reporta la frecuencia alimentaria propiamente dicha de las especies (Canals et al. 2012). Los resultados de los experimentos llevados a cabo con *G. vachoni* muestran que su frecuencia media de alimentación es de 11 días. No obstante, esta frecuencia presentó un amplio rango de variación dependiendo de los individuos. Considerando que todos los individuos que se utilizaron en este estudio fueron obtenidos del mismo saco de huevos, las diferencias genéticas son reducidas. Por lo que esta variación en los niveles de voracidad se puede explicar mediante las personalidades individuales que definen las diferencias comportamentales particulares (Lichtenstein et al. 2018). En otros estudios se reportaron mayores frecuencias de alimentación, por ejemplo, para hembras de la tarántula *Paraphysa* sp., alimentadas sólo con larvas de coleópteros, se concluyó con una frecuencia alimentaria de 2 o 3 días (Canals et al. 2012). Sin embargo, las hembras en general son más voraces que los juveniles ya que presentan mayores requerimientos energéticos (Pearson 1999). Por lo que estas diferencias en el estado de desarrollo probablemente expliquen las menores frecuencias alimentarias expuestas en la presente sección, donde los individuos experimentales fueron juveniles. A pesar que la temperatura fue constante durante todo el periodo experimental, algunos estudios muestran que, en la naturaleza la temperatura puede ser un factor importante en los intervalos de alimentación y las tasas de captura (Kaltsas et al. 2008, Petrakova et al. 2015).

Los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que los grillos son presas nutricionalmente importantes para las tarántulas ya que dentro de las presas ofrecidas fueron las que mayor ganancia de masa proporcionaron. Por otro lado, los coleópteros adultos fueron los que menor ganancia de masa aportaron. Pérez-Miles et al. (2005)

reportaron que con el consumo de coleópteros, las especies de tarántulas *Acanthoscurria suina* Pocock, 1903 y *Eupalaestrus weijenberghi* (Thorell, 1894) ganaron alrededor de un 5,2% de masa, similar a lo registrado para *G. vachoni* con el mismo tipo de presa. La correlación positiva encontrada con el número de presas consumidas y la masa ganada por la araña coincidió con lo reportado en otros estudios realizados con tarántulas, *Phormictopus cancerides* (Latreille, 1806) y *Paraphysa* sp. (Philips y Shillington 2010, Canals et al. 2012).

Grammostola vachoni mostró alta tolerancia a la inanición, atravesando al menos 23 días sin alimentación y sin pérdida significativa de la masa, como lo reportado para otros terafósidos (Canals et al. 2007, Canals et al. 2012, Nentwig 2013). La ganancia de masa observada posteriormente a la ingesta de las presas tendió a estabilizarse en un corto periodo de tiempo, independientemente del número y del tipo de presa consumida. Según McCue (2006) se considera que este decrecimiento es consecuencia del costo energético asociado con el sometimiento y la captura de la presa, las respuestas digestivas y los eventos post absorptivos. Para los terafósidos, mantener tasas metabólicas en reposo bajas junto con la estrategia del tipo *sit and wait* son tácticas que les permiten maximizar la probabilidad de captura de presas minimizando los costos energéticos asociados con la búsqueda de las mismas; esto conforma una ventaja en el hábitat natural, donde las presas no siempre están disponibles (Jackson et al. 2004).

En la decisión de captura hay varios factores que resultan muy importantes, entre ellos la disponibilidad y la calidad de las presas como así también el tiempo de captura, ingestión y digestión (Pyke et al. 1977). En el presente estudio, a pesar que se encontró tiempo de captura similar para los cuatro tipos de presas, los coleópteros adultos presentaron tiempos relativamente menores. Respecto a los tiempos de consumo se observaron tiempos mayores para grillos y larvas de coleópteros. En estudios realizados con la tarántula *Megaphobema mesomelas* (O. Pickard-Cambridge, 1892) se encontró que el mayor tiempo de consumo fue para los coleópteros adultos (Kosiba et al. 2012). Sin embargo, los resultados expuestos en esta sección coinciden con lo reportado por Pérez-Miles et al. (2005) para las tarántulas *A. suina* y *E. weijenbergui*.

Contrario a lo esperado, en los experimentos de presentación simultánea de presas no se registraron diferencias estadísticas significativas entre los diferentes tipos de presas, aunque en los experimentos de frecuencia de alimentación se observó que los grillos

fueron el tipo de presa más frecuentemente aceptada. En estudios previos, Kosiba et al. (2012) encontraron que *M. mesomelas* mostro alta preferencia por los grillos, pero sólo fueron contrastados con coleópteros adultos. En esta sección pudimos demostrar que los grillos son la presa que le provee mayor ganancia de masa a la araña, aunque no fue evidente ningún comportamiento de selección sobre este tipo de presa. Por esta razón, se sugiere que, a pesar de estar cercana a la eurifagia, *G. vachoni* podría tender a alimentarse de presas más rentables, es decir, aquellas presas que le garanticen mayor ganancia de biomasa. Probablemente, con un mayor tamaño de muestra se podría explorar con más precisión este comportamiento. En la literatura fue demostrado que las arañas son capaces de seleccionar presas según la composición nutricional y lo que es más extraordinario, son capaces de ingerir selectivamente proteínas o lípidos provenientes de la presa y según su propio estado nutricional (Mayntz y Toft 2001). Asimismo, Schmidt et al. (2012b) señalaron que para arañas depredadoras como es el caso de las arañas lobo, la elección de presas se basa a partir del contenido nutricional de las mismas y sugirieron que esta selección en el contexto natural ocurre a una escala más fina que la considerada generalmente. Se necesita más información para complementar las investigaciones, especialmente con estudios en el hábitat natural de *G. vachoni* y con diseños experimentales más precisos que permitan determinar si esta estrategia de algunas arañas depredadoras, puede ser aplicada para esta especie.

En arañas, el rendimiento alimentario y la tasa neta de consumo de energía (consumo de energía/tiempo) depende de al menos cinco factores diferentes: la calidad del parche o hábitat, la calidad de la presa, el tiempo de sometimiento o captura y el tiempo de consumo (Morse 2007). En esta sección el cálculo del rendimiento alimentario permitió estimar la tasa neta de consumo utilizando tanto los tiempos de consumo como las masas iniciales y finales de arañas y presas. Los resultados hallados en este trabajo indican que tanto la eficacia alimentaria como la tasa de ingestión pueden ser utilizadas para estimar el rendimiento alimentario; por lo que, la masa consumida por la araña y la ganancia de masa son equivalentes para este tipo de análisis. Ambos parámetros fueron mayores para grillos y menores para larvas de coleópteros. Sin embargo, la ganancia de masa registrada para dichas larvas no se vio reflejada en los valores de eficacia alimentaria y de tasa de ingestión. Esta menor eficacia alimentaria probablemente se asoció con el elevado tiempo de consumo que presentó este tipo de presa, ya que se genera una mayor demanda de energía que finalmente provoca una reducción en la ganancia de masa (McCue 2006).

Coincidentemente con lo propuesto por Michálek et al. (2017) para arañas generalistas, encontramos que la ganancia neta de masa de *G. vachoni* está influenciada por la masa inicial de la araña y por la interacción entre las arañas y el peso de las presas.

SEGUNDA SECCIÓN

Preferencias térmicas y curvas de rendimiento térmico en *Grammostola vachoni*

1. Introducción

Los procesos biológicos de los individuos son dependientes de la temperatura corporal, y en el caso de los individuos ectotermos dicha temperatura depende de forma directa o indirecta de la temperatura ambiental (Riechert y Tracy 1975, Shillington 2002). Asimismo, la temperatura corporal tiene efectos importantes sobre el rendimiento y el *fitness* de las especies ectotérmicas (Huey y Berrigan 2001, Martin y Huey 2008). Durante los períodos de actividad los ectotermos deben modificar su comportamiento para mantener la temperatura corporal dentro de un rango estrecho específico de la especie (Chown y Nicolson 2004). Las arañas seleccionan el microhábitat considerando variables intrínsecas y microclimáticas (Rézak et al. 2018). Entre ellas, se considera a la temperatura como uno de los parámetros principales ya que influye en la duración de los periodos de actividad, y en consecuencia, puede tener un impacto importante en el comportamiento y en la ecología de los individuos (Riechert y Tracy 1975, Hammerstein y Riechert 1988, Shillington 2002, Alfaro et al. 2012, Veloso et al. 2012).

Los efectos de la temperatura corporal (T_c) en el rendimiento o *fitness* a nivel individual en los ectotermos puede evaluarse mediante las Curvas de Rendimiento Térmico (CRT) (Huey y Slatkin 1976, Sinclair et al. 2016). Dicho rendimiento puede medirse a través de diversos parámetros utilizados como estimadores o *proxys*, por ejemplo la velocidad de locomoción y la tasa de ingestión (Sinclair et al. 2016). Bauwens et al. (1995) propusieron la “máxima velocidad de corrida” (*sprint*, en inglés) como una de las variables *proxy* más relevante para evaluar el rendimiento a nivel organismo. En este contexto, la CRT se mide sobre el rango de la T_c para el cual el rendimiento es positivo, entre el límite térmico crítico mínimo (TC_{min}) y el límite térmico crítico máximo (TC_{max}) (Sinclair et al. 2016). Otros parámetros que pueden ser medidos a través de la CRT son el rendimiento máximo (R_{max}), el punto térmico óptimo (T_{opt}) y la amplitud térmica de rendimiento (AT). Tanto el TC_{min} como el TC_{max} son calculados a partir de la CRT, mientras que el T_{opt} y el R_{max} generalmente se extraen de valores observados (Bauwens et al. 1995).

La forma, el máximo, los límites y la amplitud de las CRT pueden variar con el hábitat, el estado nutricional del individuo, la etapa de desarrollo y la historia de aclimatación (Sinclair et al. 2016). La obtención de CRT es un método ampliamente utilizado ya que posee múltiples ventajas, por ejemplo se requieren pocos individuos para realizar las experiencias, comprenden ensayos experimentales sencillos y los resultados son comparables con condiciones naturales (Mora y Maya 2006). A su vez, la termotolerancia puede representarse a modo de un polígono térmico, que conforma la representación gráfica del nicho térmico de los organismos (Eme y Bennet 2009). Dicho polígono, brinda información importante dentro del marco de la ecología térmica como así también de la distribución de los organismos y puede utilizarse con el fin de identificar tácticas de supervivencia relacionadas con la temperatura. De esta manera, es posible cuantificar el nicho térmico de las especies en peligro y estimar los óptimos térmicos de las mismas (Madeira et al. 2012).

Angilleta et al. (2009) demostraron que la respuesta a la aclimatación puede modificar sustancialmente la forma y posición de la CRT y los límites térmicos. Sin embargo, otros autores sugieren que las temperaturas de aclimatación no afectan las preferencias termales de las arañas (Sevacherian y Lowri 1972, Seymour y Vinegar 1973). Veloso et al. (2012) no encontraron diferencias en la T_c preferencial de *Euathlus condorito* Perafán & Pérez-Miles, 2014 tanto a campo como en laboratorio. Alfaro et al. (2012) tampoco registraron diferencias significativas entre una aclimatación corta tanto a temperaturas frías como a temperaturas cálidas para *Grammostola rosea* (Walckenaer, 1837), mientras que reportaron diferencias para ambos tipos de aclimataciones en *E. condorito*.

En esta sección se exponen los experimentos realizados en el laboratorio y los correspondientes resultados que permiten conocer las preferencias térmicas de *G. vachoni* y estimar como influye la temperatura sobre el *fitness* de la especie.

Los **objetivos** que se abordan en esta sección son: 1) Caracterizar las temperaturas preferidas por *G. vachoni*, para individuos aclimatados en laboratorio y no aclimatados; 2) Evaluar la relación entre la temperatura corporal y el *fitness* de la especie; 3) Analizar la relación entre la temperatura preferida y el punto térmico óptimo; 4) Comparar el punto térmico óptimo y el rendimiento óptimo calculados según diferentes métodos (estimación a través de la CRT *versus* valores observados); 5) Interpretar el polígono térmico obtenido

como herramienta potencial para comparar nichos térmicos de diferentes poblaciones. Además, con los datos registrados en el campo se planteó: 6) Describir las diferencias térmicas dentro y fuera de las cuevas de *G. vachoni* durante los meses de temperaturas extremas.

Se ponen a prueba las siguientes **hipótesis**: 1) Las temperaturas preferidas en individuos aclimatados son mayores a las encontradas para los individuos no aclimatados; 2) La temperatura preferida es similar al punto térmico óptimo; 3) El límite crítico térmico máximo afecta en mayor medida que el límite crítico térmico mínimo al *fitness* evaluado; 4) El punto térmico óptimo y el rendimiento óptimo obtenidos por diferentes métodos son similares; 5) Las cuevas a pesar de presentar escasa profundidad (Schwerdt et al. 2018), actúan como aislantes térmicos respecto a la temperatura externa.

Materiales y métodos

2.1. Arañas

Se utilizaron individuos juveniles de *Grammostola vachoni* aclimatados a una temperatura de $20 \pm 2^\circ \text{C}$ por más de cuatro años en el laboratorio. Para el experimento de temperatura preferida se recolectaron individuos en el Cerro Ceferino, Sierra de la Ventana, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Estos individuos fueron ubicados individualmente en contenedores plásticos. Las experiencias se realizaron luego de dos días para evitar los posibles efectos debidos a la aclimatación. Al finalizar las experiencias, los individuos recolectados fueron devueltos al sitio de origen. Todos los individuos fueron medidos (largo y ancho del cefalotórax) utilizando un calibre digital y pesados con una balanza de precisión Denver AA-160 (0,001 g).

2.1. Experimentos

2.1.1. Temperatura preferida

Se construyó un gradiente térmico desde los 3°C hasta los 60°C en un contenedor de vidrio de 50 x 13 x 15 cm (largo x ancho x alto). Se utilizó arena para cubrir el fondo (0,5 cm). Los individuos ($N = 34$; 20 aclimatados, 14 no aclimatados) fueron introducidos de forma individual en el medio del contenedor donde la temperatura fue de aproximadamente 30°C . Las experiencias se realizaron en una habitación aislada y en oscuridad para evitar la perturbación de los individuos. Las arañas se movieron libremente por 4 horas para seleccionar la temperatura preferida. La T_c fue registrada cada 30 minutos con un termómetro infrarrojo (EXTECH Instrument, Dual Laser), se tomaron las medidas en el punto medio del individuo, entre el cefalotórax y el abdomen.

2.1.2. Curva de Rendimiento Térmico y Polígono de Termotolerancia

Para estas experiencias sólo fueron utilizados los individuos aclimatados en laboratorio ($N=10$). Cada araña fue depositada en un tubo plástico y sumergida por 30 minutos en un Baño Termoestático Digital (v 1.0) con agua a temperatura estable y controlada. Para cada individuo se realizaron 7 ensayos; en cada ensayo se mantuvo el

agua a diferentes temperaturas, los rangos comprendieron: entre los 3-5 °C, 8-10 °C, 16-18 °C, 22-24 °C, 28-30 °C, 35-37 °C y 40-42 °C. Inmediatamente después de retirar al individuo del agua, se posicionó en un corredor experimental para medir el *sprint*. Se consideró el parámetro *sprint* como la velocidad máxima del individuo desde el inicio del corredor hasta la primera detención (cm seg^{-1}). El corredor experimental consistió en un cilindro horizontal y graduado de (1 metro de longitud y 10 centímetros de diámetro) (Figura 1). Para promover la salida de los individuos y el posterior movimiento a través del corredor experimental, se aplicó un estímulo mecánico suave que consistió en un toque con un elemento romo en la parte posterior del abdomen de las arañas. La CRT se realizó mediante los registros individuales medidos con un posterior ajuste polinomial. Para cada individuo se obtuvo: TC_{\min} , TC_{\max} , T_{opt} , R_{\max} y AT. Los parámetros TC_{\min} y TC_{\max} se calcularon por estimación de la CRT, mientras que el resto de los parámetros fueron obtenidos directamente a través de los valores observados (Bauwens et al. 1995). También se estimaron a modo comparativo el T_{opt} , el R_{\max} y la AT utilizando la CRT (Martin y Huey 2008). El polígono de termotolerancia se construyó a partir de los valores de TC_{\min} y TC_{\max} para cada individuo (modificado de Eme y Bennet 2009). Se consideró el área total del polígono como el área entre las líneas de tendencia de las rectas obtenidas mediante ajuste lineal para los TC_{\min} y TC_{\max} .

2.1.3. Temperatura de las cuevas en el campo

Se recolectaron los datos durante muestreos realizados en la Reserva Natural Sierras Grandes, Sierra de la Ventana, Provincia de Buenos Aires. Se buscaron las cuevas de *G. vachoni* bajo piedras y se registró la temperatura con un termómetro digital. A modo de precaución para evitar alteraciones importantes en la temperatura interna, el sensor del termómetro fue introducido en el interior de la cueva y rápidamente se depositó la piedra en su posición original. Posteriormente se esperó durante 1 minuto para registrar la temperatura y se procedió a retirar el sensor. La temperatura del aire en el exterior de la cueva fue medida con el mismo dispositivo luego de esperar que el sensor se mantenga en contacto durante 1 minuto con el aire exterior. Se consideraron los meses con temperaturas extremas frías (junio, julio y agosto) y cálidas (diciembre, enero y febrero) (Pérez y Frangi 2000). En todos los casos los resultados fueron expresados como la media \pm error estándar.



Figura 1. A: Corredor experimental utilizado para medir el *sprint* de los individuos de *G. vachoni* durante las experiencias. B y C: Individuos de *G. vachoni* posicionados para salir del tubo plástico.

2.2. Análisis estadístico

La normalidad de los datos fue comprobada a partir del test de Shapiro-Wilks (Zar 1999). La temperatura preferida de la especie se determinó según el tiempo de permanencia en cada temperatura. Se exploraron las posibles diferencias entre los individuos aclimatados y no aclimatados mediante ANOVA. El parámetro *sprint* entre las diferentes temperaturas fue analizado mediante ANOVA y posteriormente se compararon las medias con el test de Tukey. Para extraer los parámetros a través de la CRT se utilizó una ecuación polinomial de 2^{do} grado (Bauwens et al. 1995). El T_{opt} es la temperatura a la que el individuo muestra mayor *sprint*; el R_{max} se considera el valor de *sprint* alcanzado durante el T_{opt} . La AT es un índice que representa la amplitud del parámetro medido (*sprint*) entre los puntos térmicos críticos (Gilchrist, 1996).

3. Resultados

3.1. Temperatura preferida

Los individuos de *G. vachoni* mostraron un desplazamiento libre hasta que seleccionaron una zona considerada térmicamente preferida. Los individuos aclimatados permanecieron el 40% del tiempo total de la experiencia en zonas con temperaturas entre 31 °C y 33 °C, mientras que los individuos no aclimatados permanecieron mayormente en zonas entre 26°C y 29°C (Figura 2). Los individuos aclimatados mostraron una temperatura preferida significativamente mayor que los individuos no aclimatados ($30,99^{\circ}\text{C} \pm 0,43$ y $25,71^{\circ}\text{C} \pm 0,52$ respectivamente; ANOVA, $F=61,20$; $p<0,01$) (Figura 3).

No se registraron correlaciones significativas entre la masa corporal y la temperatura preferida (Pearson, $r=0,15$; $p>0,05$).

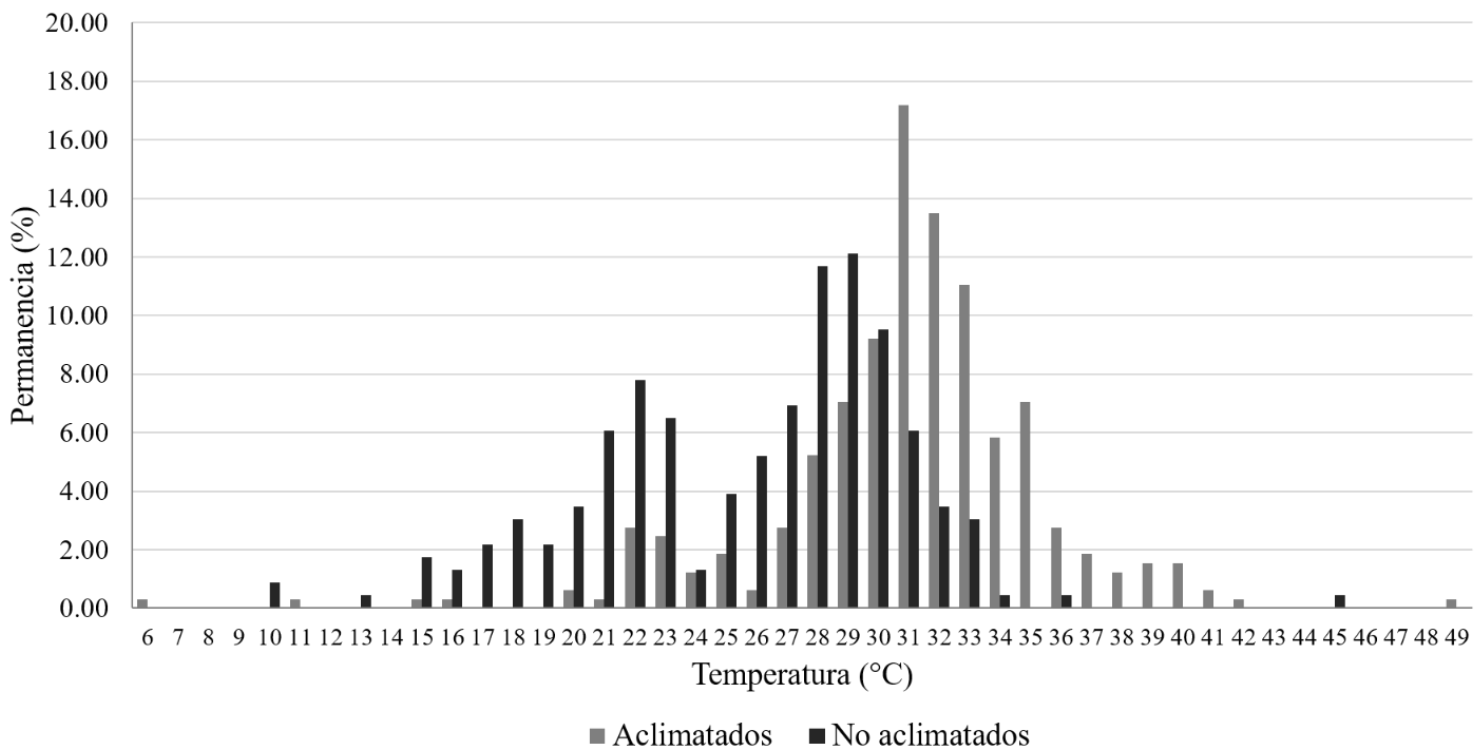


Figura 2. Porcentaje de permanencia en las diferentes temperaturas de los individuos aclimatados y no aclimatados de *G. vachoni*.

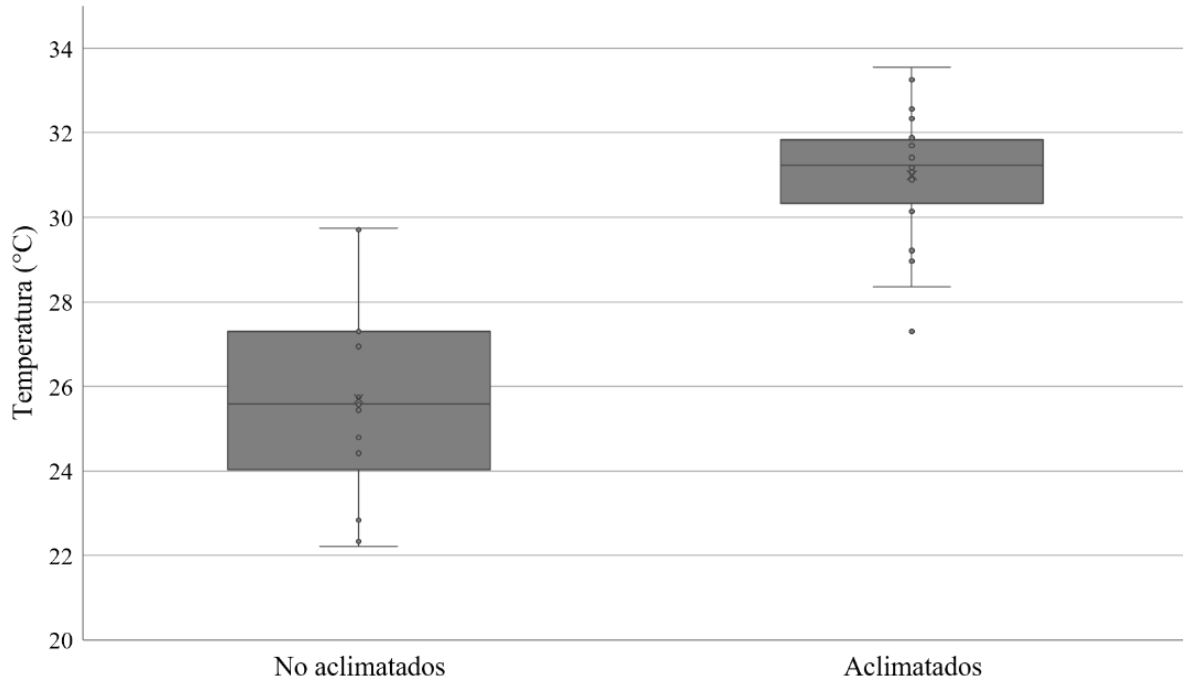


Figura 3. Temperatura preferida (°C) de los individuos no aclimatados y aclimatados de *G. vachoni*. La línea media en cada caja representa la mediana de la temperatura; las cruces indican el promedio de temperatura. La temperatura preferida fue significativamente diferente entre los individuos aclimatados y no aclimatados (ANOVA, $F=61,20$; $p<0,01$).

3.2. Curva de Rendimiento Térmico

El *sprint* de los individuos fue significativamente diferente en todos los rangos térmicos considerados (ANOVA, $F=29,81$; $p<0,01$). Las arañas mostraron velocidades mayores entre los 28-30 °C y las velocidades menores fueron registradas en el rango de los 3-5 °C (Tabla 1). Respecto a los parámetros obtenidos a partir de la CRT (Figura 4), los límites TC_{min} y TC_{max} estimados fueron $2,07 \pm 0,88$ °C y $53,08 \pm 3,81$ °C, respectivamente (Tabla 2). Se sometió a un individuo a una temperatura mayor, con un rango de entre 46-49 °C y se observó que el individuo permaneció inmóvil y con espasmos corporales bruscos; después de aproximadamente 110 segundos comenzó a moverse lentamente. No se registraron diferencias significativas entre los valores observados y estimados de R_{max} , T_{opt} y AT (ANOVA, $F=4,08$; $p>0,05$; $F=1,51$; $p>0,05$ y $F=0,07$; $p>0,05$; respectivamente) (Tabla 2). El área total del polígono arrojó una zona de termotolerancia de 324,17°C (Figura 5).

Tabla 1. *Sprint* (cm seg⁻¹; en la tabla de menor a mayor) registrado para los *G. vachoni* en los rangos térmicos (°C) considerados en las experiencias. Los resultados se expresan como media \pm desvío estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas en el *sprint* medio para cada rango ($p < 0,05$; test de Tukey).

Rango (°C)	n	<i>Sprint</i> (cm seg ⁻¹)	Tukey
3-5	10	0,48 \pm 0,12	A
40-42	9	1,17 \pm 0,32	B
8-10	10	1,24 \pm 0,45	B
16-18	10	1,65 \pm 0,51	BC
22-24	10	2,09 \pm 0,60	CD
35-37	10	2,49 \pm 0,55	CE
28-30	10	2,81 \pm 0,54	E

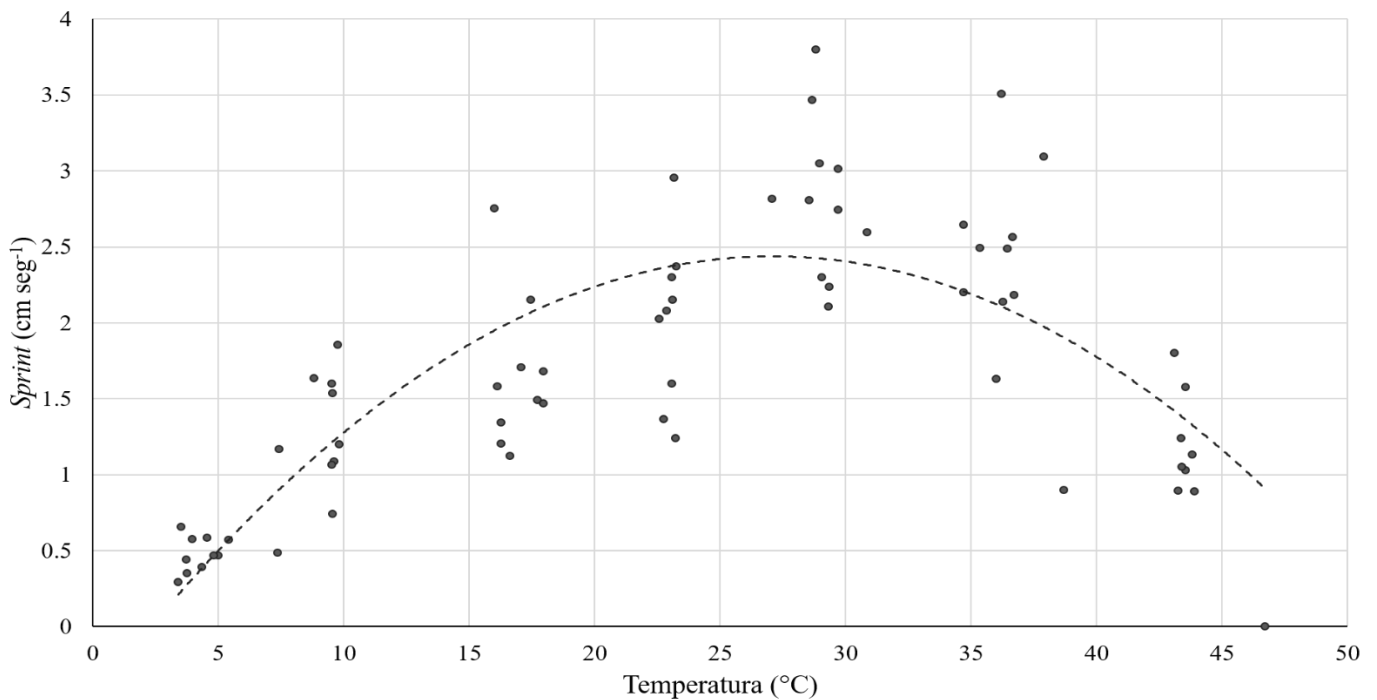


Figura 4. Curva de Rendimiento Térmico para los individuos de *G. vachoni* (N=10). La línea punteada corresponde a un ajuste polinomial de segundo grado.

Tabla 2. Parámetros obtenidos a partir de los valores observados y estimados desde de la CRT. Los resultados se expresan como media \pm desvío estándar. $p > 0.05$ indica que no se registraron diferencias significativas entre los valores. (*) Indica la temperatura a la que fue sometido el individuo que mostró señales de estrés térmico (espasmos corporales bruscos y ausencia de locomoción).

Parámetro	Valores observados	Valores estimados	Test t
TC _{min} (°C)	-	2,08 \pm 0,88	-
TC _{max} (°C)	46,7 (*)	53,01 \pm 3,81	-
R _{max} (cm seg ⁻¹)	2,96 \pm 0,45	2,54 \pm 0,47	$p > 0.05$
T _{opt} (°C)	30,18 \pm 5,31	27,54 \pm 1,89	$p > 0.05$
AT	17,33 \pm 3,89	17.74 \pm 3,06	$p > 0.05$

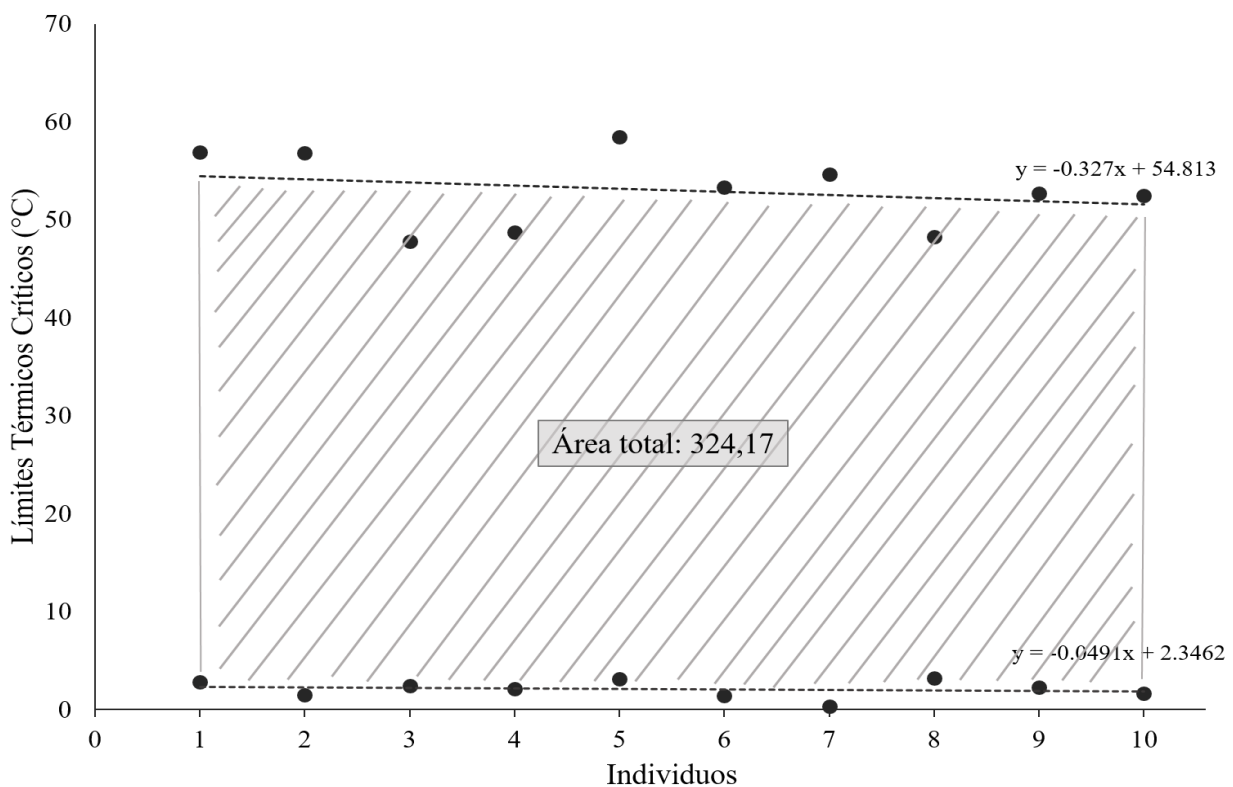


Figura 5. Polígono de termotolerancia de *G. vachoni*. Las líneas punteadas representan ajustes lineales, con sus respectivas ecuaciones para los límites Térmicos Críticos (TC, °C). El área total corresponde al área presente entre las rectas.

3.3. Temperatura de las cuevas en el campo

Se encontraron diferencias entre la temperatura exterior y la temperatura interna de las cuevas de *G. vachoni* durante los meses fríos (ANOVA, $F=0,65$; $p<0,05$) y durante los meses cálidos (ANOVA, $F=4.88$; $p<0,05$). Durante los meses fríos se registró una temperatura externa de $9,63^{\circ}\text{C} \pm 0.85$, mientras que la temperatura interna de las cuevas fue de $12,97^{\circ}\text{C} \pm 0,92$. En los meses cálidos la temperatura externa fue de $33,13^{\circ}\text{C} \pm 1,9$ y la temperatura interna de $26,61^{\circ}\text{C} \pm 1,2$.

4. Discusión

Grammostola vachoni presentó temperaturas preferenciales dentro del rango reportado para otras arañas migalomorfas. En estudios realizados en *Euathlus parvulus* (Pocock, 1903), una tarántula de Chile, se registraron temperaturas medias de 32,51°C para individuos aclimatados a temperaturas cálidas (Alfaro et al. 2012). Para la misma especie, Veloso et al. (2012) encontraron que la temperatura preferida en laboratorio fue similar a la temperatura de los animales no aclimatados (31,7°C y 31,02 °C, respectivamente). De esta forma, los autores plantean que la aclimatación no influye sobre las temperaturas preferenciales de la especie. En cambio, los resultados de esta sección indican que para *G. vachoni* las temperaturas preferidas son mayores en individuos aclimatados que para los no aclimatados. Probablemente las temperaturas extremas y fluctuantes características del hábitat natural tengan como resultado individuos con preferencias térmicas más dúctiles. Además, la mayor variabilidad en las preferencias podría responder a los diferentes microclimas que se generan como producto de la heterogenidad térmica (Re et al. 2005). Por otro lado, en el presente estudio no se encontró correlación entre la masa de *G. vachoni* y la temperatura preferida seleccionada, concordando con lo encontrado en otras especies de tarántulas (Alfaro et al. 2012, Veloso et al. 2012). Cabe destacar que los análisis de esta sección fueron realizados sobre individuos juveniles, con un rango de masa de entre 0,4 y 1,5 gramos. En otros estudios se encontraron diferencias en las temperaturas preferidas de juveniles y adultos; por ejemplo De Vito y Formanowicz (2003) hallaron que los juveniles de Lycosidae soportan mejor el estrés térmico que los adultos.

Las temperaturas preferidas de las especies pueden ser afectadas por varios factores. Por ejemplo, para una araña lobo australiana se encontraron temperaturas preferidas de entre 32 y 36 °C, pero en hembras con sacos de huevos y en machos maduros se registró que dicha temperatura decrece hasta 30°C; esta diferencia se ha atribuido a la deshidratación y falta de alimentación (Humphreys 1978). En otros artrópodos como Hemípteros, se ha observado que las temperaturas preferidas están asociadas a los cambios diurnos de temperatura (Canals et al. 1997), pero en arañas no existe una clara relación de ese tipo. Por ejemplo, para la tarántula *Aphonopelma anax* se estableció una variación en la temperatura preferida entre 22 y 31,3°C pero sin evidencia de patrones diurnos/nocturnos (Shillington 2002). Sin embargo, Alfaro et al. (2012) encontraron que

E. parvulus tiene temperaturas preferidas mayores durante la tarde que durante la mañana (30,3 versus 28,8 °C). La suposición que las preferencias térmicas deben coincidir con el punto térmico óptimo donde se maximiza el *fitness* (Martin y Huey 2008) no ha sido examinada anteriormente en migalomorfas. En coincidencia con una de las hipótesis de esta sección, la temperatura preferida por individuos aclimatados fue similar a su térmico óptimo.

Coincidiendo con lo reportado por Stocks et al. (2017), a través de la CRT, se observó que el *sprint* decrece más rápidamente en temperaturas altas que en temperaturas bajas. En tal sentido *G. vachoni* mostró un rendimiento relativamente alto en el rango de los 35 - 37 °C pero bajó abruptamente hasta no presentar actividad locomotora en los 46 - 49 °C. A pesar de esto, el CT_{max} calculado a partir de la CRT fue de 53°C, dejando en evidencia una diferencia sensible entre lo observado y lo estimado. Probablemente, la estimación polinomial de la CRT en este caso no sea la más adecuada para representar la relación continua entre el rendimiento y la temperatura. Izem y Kingsolver (2005) recomiendan el uso de polinomios de mayor grado para detectar en mejor medida los cambios en el parámetro considerado. Sin embargo, la mayoría de los estudios recomiendan el uso de los polinomios de segundo grado, ya que explican mejor el comportamiento desde el punto de vista biológico (Bauwens et al. 1995). Respecto a la inhibición locomotora acompañada de movimientos espasmódicos de la tarántula en el rango de los 46-49 °C, estudios en *Nephila clavipes* (Araneidae) reportaron espasmos previos a la muerte, durante un período de estrés térmico (Krakauer 1972). Además, Lutterschmidt y Hutchison (1997) sugieren que los movimientos espasmódicos constituyen un buen indicador del límite CT_{max} .

Analizando los resultados de los experimentos de temperatura preferida y CRT, se observa que los individuos soportan temperaturas extremas (cercanas a los límites térmicos) pero prefieren permanecer en zonas con temperaturas medias. Estas zonas termo-neutrales con temperaturas medias pueden considerarse como “zonas de confort” donde es maximizado el rendimiento individual y se evidencian las diferencias entre individuos (Huey et al. 2012). Se puede sugerir que la “zona de confort” corresponde a las temperaturas en las que el rendimiento individual no presenta limitaciones. En cambio, en zonas cercanas a los límites térmicos críticos, las arañas experimentan estrés térmico hasta exhibir locomoción descoordinada o falta de movimientos.

Con respecto a los parámetros calculados según los valores observados o estimados, no se hallaron diferencias, lo que sugiere que ambos métodos podrían utilizarse para la determinación. El polígono de termotolerancia arrojó un valor de área total que puede utilizarse para comparar entre poblaciones de diferentes sitios, o entre individuos de diferentes estados reproductivos. No existen estudios realizados con arañas que permitan comparar los nichos térmicos calculados con esta metodología. Sin embargo, es un punto importante a considerar como base para formular nuevos estudios que permitan determinar si existen diferencias térmicas intraespecíficas e interespecíficas.

La selección específica de un lugar adecuado para la construcción de las cuevas, con condiciones térmicas óptimas, donde los niveles de temperatura y humedad tengan una variabilidad reducida, puede tener importantes consecuencias para el *fitness* reproductivo de las hembras (Yáñez y Floater 2000). En general, la construcción de las cuevas resulta muy importante para las arañas migalomorfas ya que reducen la probabilidad de desecación y el riesgo de depredación (Yáñez y Floater 2000). Tanto la temperatura como la humedad de la cueva pueden afectar el desarrollo y la supervivencia de los huevos, además de alterar las tasas de desarrollo, la supervivencia, la reproducción, el tamaño del adulto y la longevidad de los individuos (Pulz 1987, Evans y Hambler 1995, Yáñez y Floater 2000). En el presente trabajo se registraron diferencias entre la temperatura ambiental externa y la temperatura interna de las cuevas tanto en períodos fríos como cálidos. Pérez-Miles et al. (2005) registraron en meses de verano la temperatura para las tarántulas *Eupalaestrus weijenberghi* y *Acanthoscurria suina* y también reportaron diferencias, con temperaturas internas de entre 25,6 y 27 °C, y temperaturas externas cercanas a los 20°C. En mediciones realizadas durante el verano, para *Aphonopelma sp.* se encontraron temperaturas cercanas a los 55°C en suelo adyacente a la entrada de las cuevas, mientras que dentro de las cuevas la temperatura fue de 36°C y en el área más próxima a la araña se registraron entre 27,71°C y 31,61 °C (Seymour y Vinegar 1973). Asimismo, Veloso et al. (2012) concluyeron que mientras la temperatura del suelo y las rocas varía entre 30 - 60°C, la temperatura corporal de los individuos de *P. párvula* sólo lo hace entre los 27,71 - 31,61°C.

2. CONCLUSIONES DEL CAPÍTULO

El presente estudio se desarrolló en condiciones de laboratorio por dos razones: i) las dificultades para llevar a cabo estudios a campo utilizando numerosos individuos y ii) en condiciones de laboratorio se pueden aislar diferentes variables a poner a prueba. Asimismo, los datos observacionales son difíciles de obtener a campo, especialmente para artrópodos predadores ya que viven en hábitats crípticos y en el caso de las tarántulas, además presentan hábitos nocturnos (Schmidt et al. 2012b)

A pesar de que el conocimiento trófico y térmico es importante para entender la ecología animal, poca información referida a parámetros de las tarántulas se encuentra disponible (Pérez-Miles et al. 2005, Alfaro et al. 2012, Canals et al. 2012, Kosiba et al. 2012, Veloso et al. 2012). Por ejemplo, el comportamiento termorregulador, la tolerancia térmica y las temperaturas preferidas sólo han sido estudiadas en menos del 1% de las especies de arañas (Humphreys 1987), y las especies que habitan en ambientes templados son aún menos conocidas (Schmalhofer 1999).

El presente capítulo provee las primeras descripciones para la caracterización del nicho ecológico de *G. vachoni*. Se destaca la obtención de parámetros alimentarios como el rendimiento y la preferencia de presas, y parámetros térmicos como la preferencia térmica y el impacto de las temperaturas sobre el *fitness* de la especie. Los resultados expuestos a lo largo de las secciones proporcionan herramientas para conocer de forma más precisa las limitaciones de la especie. El tipo de presa no parece condicionar la distribución de *G. vachoni*, como así tampoco la disponibilidad de alimento por cortos períodos de tiempo. En tal sentido, los individuos no mostraron pérdidas significativas en la masa después de 23 días de inanición. Además parecen optimizar el consumo de las presas con mayor “rentabilidad”, generando una mayor ganancia de masa respecto a la inicial. También, se encontraron diferencias en cuanto a la voracidad individual, sugiriendo que existen características genéticas que determinan dicho aspecto. La temperatura, como en todos los animales ectotérmicos, constituye un factor muy importante para el desarrollo de la especie. Los individuos optan por las temperaturas medias donde el *fitness* no se vería condicionado. El rendimiento considerado durante las experiencias fue afectado significativamente por los cambios en la temperatura. Asimismo, se confirmó que las altas temperaturas pueden perjudicar a la especie, inhibiendo su capacidad de locomoción y probablemente provocando la deshidratación y

muerte. Estos resultados son importantes a considerar en un contexto de calentamiento global, donde las especies endémicas en general son las más vulnerables. La caracterización del área de termotolerancia a través de los polígonos es una herramienta en desarrollo para el grupo de los arácnidos y puede resultar muy valiosa para estimar los cambios según la distribución y la aclimatación de poblaciones intraespecíficas.

El contraste realizado en algunas experiencias entre individuos aclimatados y no aclimatados de *G. vachoni*, aporta información importante para comprender cómo afecta el cautiverio a los individuos sobre algunos de los parámetros considerados. Esta información permite además estimar con mayor certeza los límites y dimensiones del nicho de la tarántula, lo que resulta importante por ser una especie endémica de un área natural en retracción.

CAPÍTULO IV

Descubriendo el hábitat de *Grammostola*
vachoni

1. Introducción

Aspectos generales

El hábitat es definido como un conjunto de recursos y condiciones presentes en un área que permiten la ocupación, supervivencia y reproducción por parte de un organismo. La selección de dicho hábitat es un proceso jerárquico y activo que incluye una serie de decisiones conductuales, innatas o adquiridas por parte del organismo (Hutto 1985). Según Litvaitis et al. (1996) la capacidad de persistencia en el hábitat seleccionado se rige por factores como la disponibilidad de alimentos, el refugio y la evasión de depredadores; por lo que cada especie busca características asociadas directa o indirectamente con los recursos que necesita para sobrevivir y reproducirse (Krausman 1999). La selección del hábitat es una consecuencia de la preferencia de dicho hábitat, resultando en el uso diferencial de algún recurso sobre otro. Varios factores operan sobre la selección del hábitat en arañas de cuevas, entre ellos se incluyen las variables microclimáticas dentro y alrededor de las cuevas, y variables extrínsecas como por ejemplo características físicas del suelo (Rézac et al. 2018). Las cuevas tienen un papel muy importante en la supervivencia de estos animales y son utilizadas con diversos propósitos. Entre ellos se pueden mencionar el aislamiento térmico y de condiciones climáticas desfavorables, la defensa contra depredadores, la protección de huevos, el desarrollo resguardado de los juveniles en las primeras etapas de vida y la protección durante el periodo de muda (Dippenaar-Schoeman 2002). Por lo tanto, es importante conocer la arquitectura de las cuevas y el suelo donde se construyen, así como la función diferencial en la vida de los individuos (M'Rabet et al. 2007, Canning et al. 2014, Rézac et al. 2018). También es valioso conocer los hábitos y la fidelidad de los organismos al sitio donde viven; por ejemplo, las tarántulas pueden permanecer varios años en la misma cueva desplazándose sólo unos pocos metros para buscar presas ya que son depredadores con estrategia del tipo *sit and wait* (Yáñez y Floater 2000, Stoltey y Shillington 2009, Álvarez et al. 2016). Sólo los machos, luego de alcanzar la madurez sexual, abandonan los refugios y adquieren un estilo de vida errante.

Respecto a los hábitos de actividad, Clousley-Thomson (1987) y Álvarez et al. (2016) indican que la mayoría de las especies de terafósidos son nocturnos, e inician su actividad al atardecer. Probablemente, los hábitos nocturnos reduzcan la pérdida de agua evitando la exposición al sol y reduzcan el riesgo de depredación. Dado su gran tamaño corporal y la lentitud de los movimientos podrían presentar un alto riesgo de depredación (Costa et

al. 2004). Asimismo, tienen una capacidad aeróbica limitada a causa del sistema circulatorio abierto, la ineficiencia de sus pulmones en libros y la menor afinidad por la hemocianina al oxígeno, en comparación con otros pigmentos respiratorios como la hemoglobina (Paul et al. 1989). En consecuencia, las tarántulas abandonan ocasionalmente su cueva, ya sea para captura de presas o descarte de restos de ootecas o presas (Álvarez et al. 2016). En el caso de *G. vachoni*, los restos de ootecas y presas se encuentran fuera de la cueva, pero bajo de la piedra que la cubre (obs. personal); por lo que sus salidas fuera de la piedra se relacionan con la alimentación y reproducción.

La selección del hábitat en arañas de cueva es un evento clave en la historia de vida y afecta directamente el éxito reproductivo (Rézac et al. 2018). Las arañas se caracterizan por seleccionar hábitats de alta calidad (Moraes-Filho y Romero 2008); por lo que conocer los parámetros ambientales de una especie, es importante para generar información de la especie en sí misma, entender su rol en la comunidad y estimar su aplicación potencial como bioindicador.

Impacto sobre las poblaciones de G. vachoni en paisajes modificados

El hábitat natural de *Grammostola vachoni* representado por el pastizal serrano del centro de Argentina se encuentra en retroceso desde hace más de 300 años. Las principales amenazas que provocan su reducción son la fragmentación, la invasión de plantas exóticas, la urbanización y el sobrepastoreo, principalmente por parte de caballos cimarrones (de Villalobos y Schwerdt 2018). Disturbios como el sobrepastoreo producen cambios en la estructura de la vegetación y en la composición de especies, generando cambios en la riqueza y diversidad de varios taxa animales (Zalba y Cozzani 2004, de Villalobos y Zalba 2010).

Para la persistencia de las especies en paisajes fragmentados, la calidad del hábitat puede ser más importante que la configuración o cantidad disponible (Fleishman et al. 2002, Summerville y Crist 2004). Con el objetivo de determinar la calidad de los ambientes naturales, priorizar áreas de conservación y monitorear los ecosistemas se utilizan los bioindicadores (Peri et al. 2016). En términos simples, son taxa o grupos funcionales que pueden reflejar el estado del ambiente actuando como indicadores de alerta temprana o monitoreando los efectos de algún disturbio específico del ecosistema (Lencinas et al. 2015). Los artrópodos terrestres son apropiados para el uso como

bioindicadores (Bouyer et al. 2007, Gardner et al. 2008, Lencinas et al. 2015, Ossamy et al. 2016) pero, las arañas sólo han sido utilizadas ocasionalmente con esta finalidad, y los resultados sugieren que son buenos indicadores biológicos (Maelfait y Hendricks 1998, Marc et al. 1999, Scott et al. 2006, Dias et al. 2011, Ghione et al. 2013, Kaltsas et al. 2014, Ossamy et al. 2016, Siddig et al. 2016, Torres et al. 2016, Landsman et al. 2017).

A medida que las áreas naturales se vuelven cada vez más modificadas por el hombre y el cambio climático amenaza la permanencia de muchos hábitats, las especies incrementan su vulnerabilidad por la degradación y la pérdida del hábitat (Theobald 2010, Chen et al. 2011). Las especies sedentarias y con dispersión limitada como las Theraphosidae, en general se consideran más amenazadas que otras (IUCN Red List 2001, Pearson et al. 2014). En paisajes con fragmentación y pérdida de ambiente tanto los eventos reproductivos como las tasas de supervivencia se encuentran disminuidos y las especies con dispersión limitada presentan en general, una disminución en la población (Teller et al. 2005). Sin embargo, los mismos autores encontraron a través de simulaciones que las especies con estrategia de dispersión limitada podrían ser más resilientes a la degradación y destrucción del hábitat ya que la descendencia se mantiene en los parches de alta calidad. Esto sin considerar los efectos potenciales debidos a la densidad, como la depresión por endogamia, o el tiempo en que se produce la degradación o pérdida del hábitat. En la naturaleza, la calidad del hábitat del fragmento o parche “natal” puede afectar fuertemente el número de descendientes (Teller et al. 2014).

La hipótesis de heterogeneidad de hábitat predice que se encuentra mayor diversidad de especies de artrópodos en ambientes con diferentes formas y especies de plantas, que proveen mayor heterogeneidad estructural en la vegetación (Hart y Horwitz 1991). Tanto la estructura como la composición de la comunidad de plantas puede determinar si un ambiente es adecuado o no para determinada especie animal (Cooperrider 1986). La descripción de la vegetación asociada a los artrópodos es importante porque permite realizar proyecciones de presencia, abundancia o densidad, basadas en estructuras ambientales. La diversidad específica y funcional de la comunidad vegetal es uno de los mejores estimadores de la complejidad del hábitat; por otra parte, se ha demostrado que la diversidad de plantas nativas en agroecosistemas ayuda a conservar las especies animales (Smith et al. 2005, Bennett y Gratton 2013).

En este capítulo se abordan dos **objetivos principales**: 1) Describir los aspectos generales del modo de vida de *G. vachoni*; 2) Analizar las características poblacionales y

microambientales de *G. vachoni* bajo diferentes tipos de disturbios. Dentro del primer objetivo se planteó: i) Describir la arquitectura de las cuevas, ii) Definir los hábitos de actividad de *G. vachoni* y iii) Analizar la fidelidad al refugio y parámetros reproductivos. El segundo objetivo incluyó: i) Analizar la abundancia y la distribución de *G. vachoni* en ambientes disturbados y no disturbados y ii) Caracterizar el microhábitat vegetal y edáfico de *G. vachoni* en sitios con diferentes regímenes de disturbios.

Las **hipótesis** que se ponen a prueba son: 1) La arquitectura de la cueva de *G. vachoni* es más simple que la registrada para otras tarántulas, mientras que los hábitos de actividad de la especie son similares a los reportados para los terafósidos; 2) *Grammostola vachoni* es sensible al estrés ambiental y ecosistémico producido por los disturbios en el pastizal serrano, resultando en diferentes patrones de distribución y abundancia; 3) Los parámetros del suelo y la vegetación influyen sobre la abundancia y distribución de *G. vachoni*.

2. Materiales y métodos

2.1. Sitio de estudio

El estudio fue realizado en dos áreas protegidas del sistema de Ventania, provincia de Buenos Aires, Argentina: el Parque Provincial Ernesto Tornquist (PPET) y la Reserva Natural Sierras Grandes (RNSG). El PPET se encuentra localizado entre 38° 00' - 38° 07' S y 61°52' - 62° 03' O, y abarca aproximadamente 67 km² de valles y sierras con una altura de entre 450-1000 msnm. Respecto a la RNSG (38°10' S; 61°54' O) presenta características similares al PPET y abarca 27,4 km² (Figura 1).

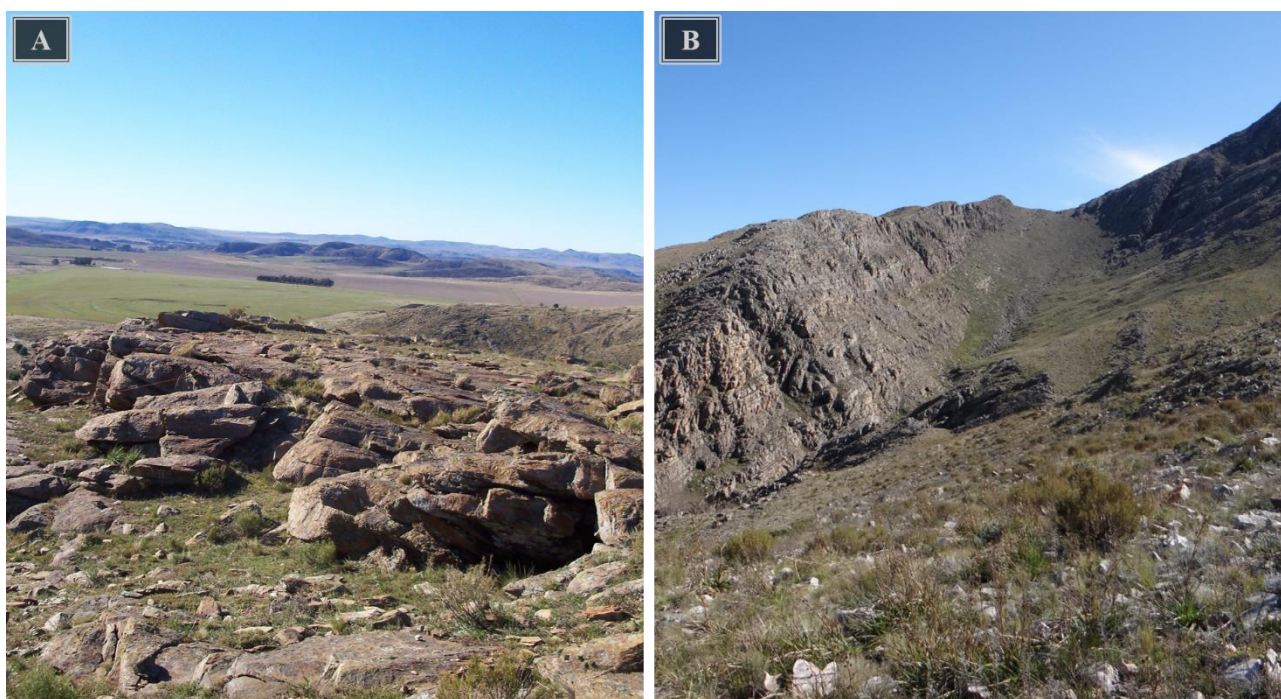


Figura 1. Áreas protegidas del sistema de Ventania donde se realizaron los muestreos. A: Parque Provincial Ernesto Tornquist (PPET); B: Reserva Natural Sierras Grandes (RNSG).

El clima de la región es templado y húmedo con un promedio anual de lluvias de 850 mm. La temperatura media anual es 14,5 °C (Pérez y Frangi 2000). La vegetación natural comprende más de 400 especies nativas con alto endemismo. En el área pedemontana se registran especies de Poaceae como *Briza subaristata* Lam., *Stipa ambigua* Speg., *Stipa caudata* Phil., y *Nassella. neesiana* (Trin. & Rupr.) Barkworth. Las laderas húmedas están cubiertas por *Paspalum quadrifarium* Lam y sobre los 500 msnm se encuentran especies

endémicas como *Festuca ventanicola* Speg., *F. pampeana* Speg., y *N. pampeana* (Speg.) Barkworth (Frangi y Bottino 1995).

2.2. Trabajo a campo

Se realizaron muestreos mensuales desde agosto 2015 hasta julio 2016 en cuatro sitios del pastizal serrano: tres localizados en el PPET: sitio A, B y D; y uno en la RNSG: sitio C (Figura 2). El sitio A (18 Ha, 579 msnm) caracterizado por la presencia de ganado y caballos cimarrones; el sitio B (10 Ha, 507 msnm) caracterizado por la invasión de especies leñosas exóticas (*Pinus haleapensis* y *P. radiata*); el sitio D (11 Ha, 611 msnm) caracterizado por la presencia de actividades turísticas; y el sitio C (21 Ha, 478 msnm) sin alteraciones, considerado prístino.

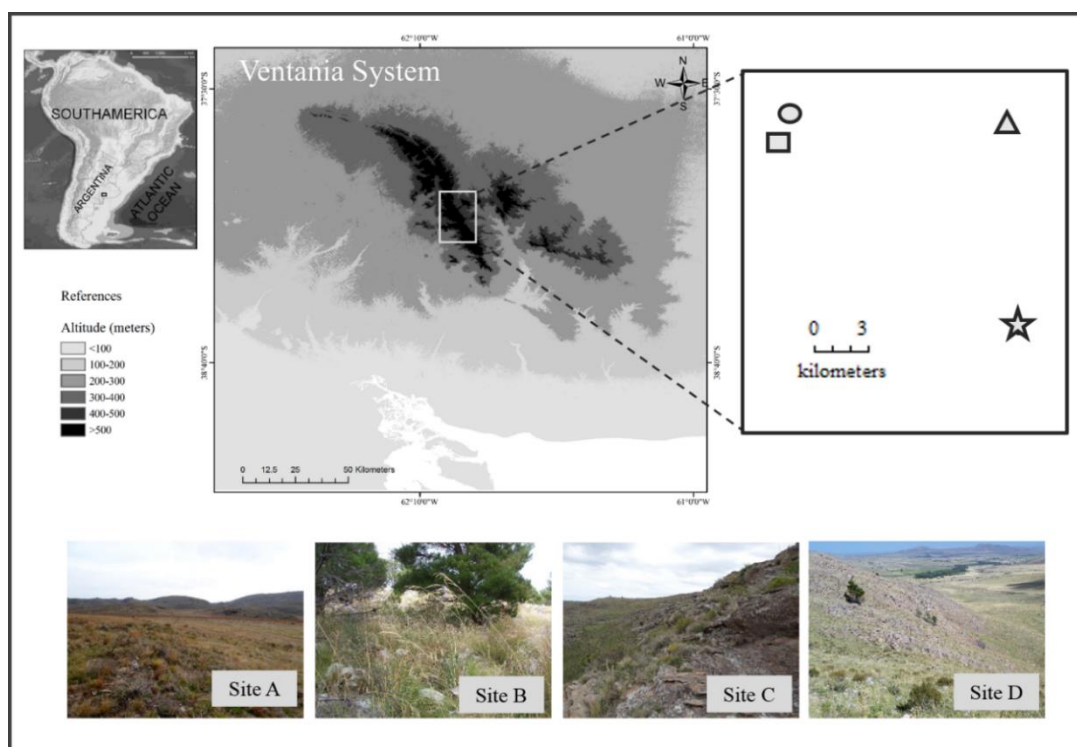


Figura 2. Mapa con los cuatro sitios de muestreo en el sistema de Ventania, tres de ellos en el PPET y uno en RNSG. Los sitios de muestreo se encuentran identificados como triángulo: sitio A, cuadrado: sitio B, estrella: sitio C, círculo: sitio D. Extraído de Schwerdt et al. 2018.

2.2.1. Muestreo de arañas y descripción de las cuevas

Se establecieron transectas mensuales, sucesivas y adyacentes de 100 mts de largo por 10 mts de ancho. Se realizó búsqueda activa y manual de las arañas bajo todas las rocas, que además fueron registradas y consideradas como refugios potenciales disponibles (Figura 3a). Las rocas que cubrieron cuevas de *G. vachoni* se consideraron refugios efectivos. Se registró el largo y ancho del prosoma de cada individuo localizado y se estimó el tamaño corporal (TC) según Chadwick (2005) (Figura 3b). Los individuos fueron clasificados en tres categorías: 1 ($TC \leq 0,5$), 2 ($0,5 < TC < 1,3$) y 3 ($TC \geq 1,3$). Además, fueron registrados como juveniles, machos o hembras subadultos y adultos. Los machos subadultos fueron identificados por la presencia de setas plumosas en forma de “medialuna” por encima de la apertura genital, según lo descrito por Ferretti et al. 2017 (Figura 3c).



Figura 3. A) Tarea de muestreo activo de arañas dentro de las transectas; B) Individuo de *G. vachoni* capturado para el registro de medidas corporales; C) Metodología utilizada para examinar los individuos a campo y registrar el sexo de los subadultos.

Para caracterizar las cuevas se tomaron medidas directas y a través de fotografías usando el programa TpsDIG (Rolhlf 2005) (Figura 4). Se consideraron: el diámetro de

entrada; el largo del túnel (desde la entrada hasta la cámara); la profundidad de la cueva (desde la superficie hasta el punto más profundo) y número, altura, largo y ancho de las cámaras.



Figura 4. Registro de medidas de las cuevas de *G. vachoni* en todos sus estadios.

2.2.2. Muestreos de actividad y seguimiento de individuos

Actividad. Los muestreos de actividad se realizaron durante la noche en los meses de noviembre, diciembre de 2016 y enero y febrero de 2017 (estos meses comprenden gran parte del período de actividad sexual de la especie) (Ferretti y Pérez Miles 2011). Las experiencias se realizaron en el Área Intangible del PPET. Esta zona fue seleccionada debido a que los horarios en que se realizaron las tareas de muestreo exigieron ciertas precauciones con el fin de estar en sectores controlados. Durante el día se localizaron y registraron entre 5 y 10 cuevas de *G. vachoni* que posteriormente fueron señalizadas con marcadores reflectivos, orientados hacia la posible entrada (Figura 5a). Las observaciones se realizaron caminando cautelosamente para evitar vibraciones desde las 7:30 pm hasta 1:30 am en intervalos de 15 minutos, hasta que cesó la actividad. Se registró la hora de salida de los individuos, el comportamiento, y los parámetros climáticos temperatura,

humedad, dirección e intensidad del viento y presión atmosférica. Se determinó el sexo de los individuos y se tomaron medidas corporales.

Marcado de individuos y registro de ootecas. Estas tareas sólo se realizaron en el sitio A y C debido a la abundancia de individuos. Se marcaron tanto las patas de hembras de *G. vachoni* con marcador al agua, como las rocas que cubrían el refugio (Figura 5b). Además, se georreferenció su localización por medio de un GPS (Garmin, eTrex Legend HCx). En sucesivos muestreos se registró la presencia o ausencia de los individuos. En el caso de no encontrarse en el lugar original, se revisaron rocas adyacentes para comprobar su presencia. Respecto a las ootecas, se colectaron aquellas ootecas eclosionadas halladas en cualquiera de los sitios. Además, se procuró levantar todas las mudas de los juveniles presentes a su alrededor. En el laboratorio se tomaron medidas con calibre digital y se contabilizaron las mudas correspondientes al estadio D presentes dentro de cada ooteca como estimador del tamaño de puesta, según lo descrito por Galiano (1987) y Panzera et al. (2009) (Figura 6). En los casos que fue posible, se registró el tamaño de la hembra.



Figura 5. A) Cueva de *G. vachoni* bajo piedra señalizada con una bandera reflectiva durante los muestreos de actividad nocturna; B) Metodología para marcar los individuos de *G. vachoni* con marcador al agua; C) Registro y marca de la piedra que cubre la cueva del individuo; D) Hembra de *G. vachoni* con la marca en las patas de los pares 3 y 4.



Figura 6. Ooteca típica de *G. vachoni*, posterior colecta y conteo de mudas en el laboratorio.

Distribución espacial. Se midió la distancia desde las cuevas hasta los extremos de las transectas para determinar la disposición espacial de los individuos. Luego, los registros fueron trasladados al área total de aproximadamente $120 \times 1000 \text{ m}^2$ en cada sitio. Dichas áreas fueron subdivididas en cuatro cuadrantes ($60 \times 500 \text{ m}^2$). Posteriormente, los cuadrantes se dividieron en 16, 64 y 256 cuadrantes ($30 \times 250 \text{ m}^2$; $15 \times 125 \text{ m}^2$; $7,5 \times 62,5 \text{ m}^2$; respectivamente) para observar la interacción entre la distribución y la escala. Se calculó el índice de dispersión de Morisita (I_g) para cada escala; valores < 1 indicaron una distribución hiperdispersa y valores > 1 hicieron referencia a una distribución agregada (Vandarmeer 1990). Además, se estimó la distribución espacial de los individuos por el método de la distancia al vecino más cercano, mediante el valor de R (Clark y Evans 1954). Valores de R cercanos a 1 representaron un patrón de distribución al azar, valores de R entre 1 y 2,15 representaron un patrón regular y valores entre 0 y 1 un patrón agregado.

2.2.3. Vegetación y análisis de suelo

Dentro de cada sitio se evaluaron ocho parcelas (1 m²): cuatro con presencia de *G. vachoni* y cuatro con ausencia. En cada parcela se registró tanto el número y la cobertura de especies vegetales como el porcentaje de suelo cubierto por cada especie (Daubenmire 1959). Las plantas fueron categorizadas en grupos funcionales según el ciclo de vida y el tipo de crecimiento. Se calculó el índice de similitud Jaccard (CJ), el índice de diversidad de Shannon, el índice de Simpson y el de Equitatividad para cada sitio. Para determinar las características del suelo se colectaron muestras en el centro de cada parcela y se determinó el pH (KCl) y la densidad aparente (compactación relativa, gr/cm³) a través de métodos estándar.

2.3. Análisis estadístico

Para comparar la abundancia de las arañas entre los sitios se utilizó un análisis de la varianza (ANOVA) y las medias fueron comparadas mediante el test de Tukey. La normalidad y la homogeneidad fueron evaluadas con los test de Levene y Shapiro-Wilk. Se utilizó la correlación de Pearson para explorar las posibles relaciones entre la abundancia de las arañas y la disponibilidad de refugios. Además, se calculó el porcentaje de ocupación de las arañas como el número de refugios efectivos sobre la cantidad de refugios potenciales disponibles. Para determinar la distribución espacial, se analizó la ubicación de los individuos a diferentes escalas a través del índice de Morisita (I_g) y de R , ambos calculados a través del programa Past Paleontological Statistics Software 3.02a (Hammer et al. 2001). También se utilizó el InfoStat (Di Rienzo et al. 2013) para realizar los análisis estadísticos.

3. Resultados

3.1. Descripción de la cueva

Grammostola vachoni presenta cuevas simples donde predominan componentes horizontales (Figura 7). Conforman depresiones seguidas de excavaciones en forma tubular y con suaves variaciones en el perfil básico. La mayoría de las cuevas consistieron en una entrada (usualmente sin seda o con poca seda) seguidas por una curva y un túnel horizontal continuado o no con un túnel vertical y ocasionalmente finalizado en una cámara. Las cuevas de las hembras presentaron una cámara mientras que las cuevas de los juveniles en general sólo presentaron forma tubular (vertical u horizontal) sin cámara, con un formato similar a refugios transitorios. En la Tabla 1 se muestran las medidas de las cuevas, considerando además el tamaño de los individuos. Se encontró una correlación positiva entre el largo de los refugios y el tamaño de los individuos (Pearson; $r=0,56$; $p<0,05$); en promedio, se encontró que individuos más grandes ocuparon refugios más largos ($F=4,01$; $p<0,05$).



Figura 7. Cuevas típicas de *G. vachoni* en diferentes estadios. A) individuos juveniles en refugios simples; B y C) subadultos y adultos con variaciones en la arquitectura de las cuevas.

Tabla 1. Características de las cuevas de *G. vachoni* según la categoría del tamaño corporal. (*) indica una correlación significativa entre la característica de la cueva y el tamaño de los individuos (Pearson; $p < 0,05$).

Características	Cat. 1 ($\leq 0,5$)	Cat. 2 (0,5-1,3)	Cat. 3 ($1,3 \geq$)
N° de entradas	1	1 o 2	1
Ancho de la cueva (mm)	$42,07 \pm 3,05$	$33,27 \pm 4,10$	$55,28 \pm 11,21$
Largo de la cueva (mm)	$100,58 \pm 48,28^*$	$128,62 \pm 28,28^*$	$189,84 \pm 59,99^*$
Profundidad de la cueva (cm)	$12,48 \pm 9,79$	$5,02 \pm 4,07$	$12,08 \pm 11,33$
N° de cámaras	0	0 o 1	1

3.2. Actividad nocturna

Durante el muestreo realizado durante noviembre de 2016, se registraron dos de los individuos marcados fuera de sus cuevas y un macho sin marcar caminando. La hora de los registros fue 9:55 pm, 11:25 pm y 10:45 pm respectivamente. Los individuos que presentaron actividad fuera de las cuevas fueron una hembra inmadura (Ind 1) y un juvenil (Ind 2) que permanecieron 12 y 14 minutos respectivamente en el exterior de la misma. Ambos individuos mostraron un comportamiento exploratorio, con desplazamiento lento alrededor de la roca. El Ind 1 se encontró adyacente a la roca, luego se desplazó aproximadamente 43 cm por sus alrededores y posteriormente ingresó nuevamente. El Ind 2 se observó a 20 cm de la roca y luego reingresó abajo lentamente (Figura 8). La temperatura ambiente registrada fue de $21,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ con una presión atmosférica de 985 hPa y viento en calma, del NO a 9 km/h. La luna se encontraba en fase menguante (17-11% visible). Durante el resto de los muestreos, los individuos marcados no registraron actividad fuera de sus cuevas. Las condiciones climáticas fueron similares en cuanto a la temperatura, pero con diferencias en otros parámetros: el viento se presentó con mayor velocidad (entre 25-32 km/hs), la presión atmosférica registrada también fue mayor (1007 hPa - 1008 hPa) y la fase lunar también varió entre cuarto menguante (41-32% visible) y creciente (59% y 33% visible respectivamente).

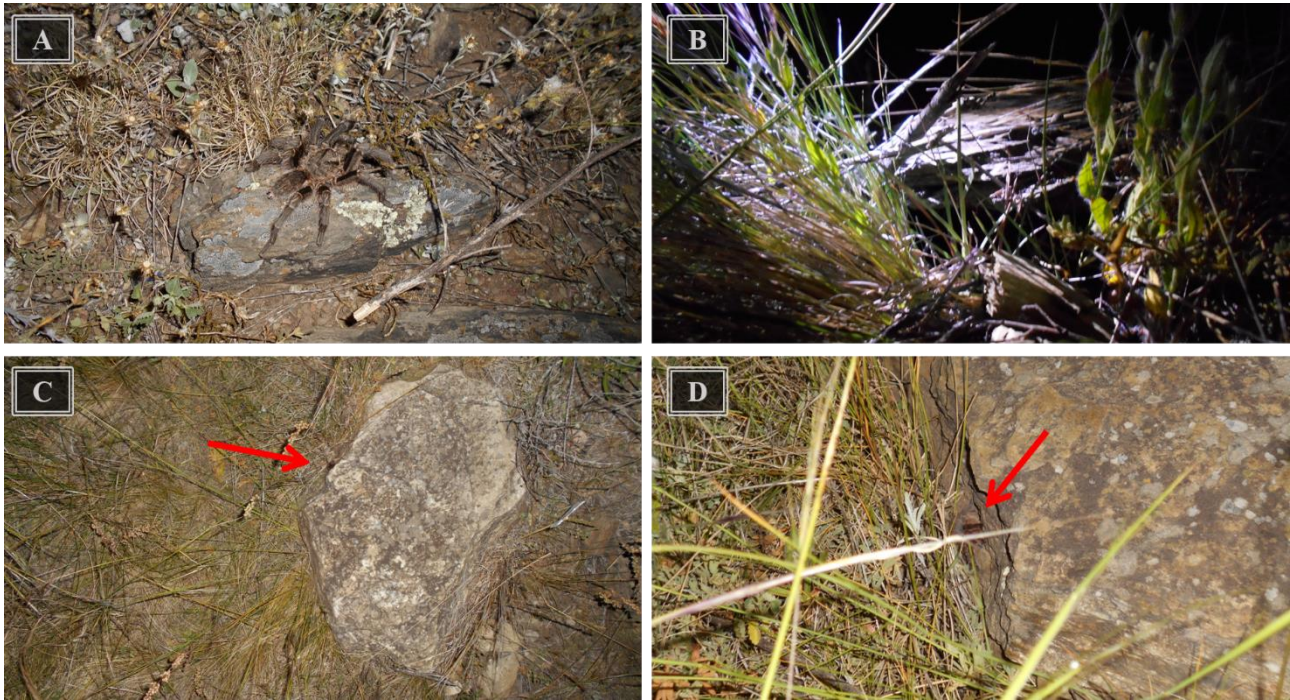


Figura 8. Muestreo de actividad nocturna. A) Macho de *G. vachoni* caminando (sin señalar previamente); B) Entrada abierta de una cueva; C y D) Individuos fuera de sus cuevas y respectivas piedras (señalados con flechas rojas).

3.3. Seguimiento de individuos y registro de ootecas

En principio, durante diciembre 2015, en el sitio C se procedió a marcar una hembra con ooteca (Figura 9a). Durante enero y febrero (2016) se registró la continuidad de la hembra, y en febrero se reportó además la eclosión de la ooteca, cuyos restos se encontraron fuera de la cueva, pero debajo de la piedra. También se registraron dos nuevos juveniles bajo la misma piedra. Las medidas de la ooteca y el número de mudas presentes en el interior se muestran en la Tabla 2 (Figura 9b y c). En el muestreo de marzo (2016) la hembra no se halló en la cueva ni bajo piedras adyacentes. Durante febrero y marzo (2016) fueron colectadas ootecas eclosionadas pertenecientes a otros individuos (Tabla 2).

Con respecto al sitio A, se marcaron un total de cuatro individuos, tres durante noviembre y uno en diciembre (2015). Las hembras registradas durante noviembre mudaron en diciembre y la marca tuvo que reemplazarse. En febrero se volvieron a registrar todas con la excepción de una de ellas que posteriormente se halló en una roca

adyacente. El resto de los individuos se registró permanentemente en sus cuevas hasta la finalización del seguimiento (comienzo del otoño, mayo de 2016). Además, en los meses de febrero, marzo y abril se colectaron ootecas eclosionadas pertenecientes a otras hembras (Tabla 2).



Figura 9. A) Hembra de *G. vachoni* con ooteca marcada en el sitio C durante el mes de diciembre de 2015; B y C) Ooteca eclosionada con las mudas correspondientes a los primeros estadios, durante febrero de 2016.

Tabla 2. Datos de las ootecas colectadas en los sitios de muestreo. M1 y M2 (mm) corresponden a las medidas de Largo 1 y Largo 2 respectivamente, mientras que M3 corresponde al espesor o altura.

Sitio	M1 (mm)	M2 (mm)	M3 (mm)	Nº DE MUDAS
C	24,39	19,54	8,52	160
C	25,50	20,03	8,03	86
C	28,29	31,99	11,71	-
A	23,35	21,69	5,89	76
Zona intangible	26,73	20,13	9,56	109
Promedio	25,65	22,67	8,74	107,75

3.4. Demografía, abundancia y distribución poblacional

Se registraron un total de 199 individuos en todos los sitios, el 77,89% estuvo representado por juveniles, el 13,57% correspondió a subadultos y el 8,54% fueron adultos (Tabla 3). La mayor parte de los adultos se registraron en los sitios A y C (82%; 9 y 6 individuos, respectivamente).

Se encontraron diferencias significativas en el número de individuos entre sitios ($F=6,43$; $p<0,01$). Las arañas fueron más abundantes en los sitios A y C que en los sitios B y D (Tabla 4). Fueron registrados más refugios potenciales en los sitios D y C que en los sitios A y B ($F=3,42$; $p<0,05$) (Tabla 4). Sin embargo, no se encontró una correlación significativa entre la abundancia de los individuos y el número de refugios potenciales disponibles (Pearson; $r=0,62$; $p>0,05$). Además, fueron registradas diferencias significativas en el porcentaje de ocupación entre sitios (ANOVA, $F=4,89$; $p<0,01$; Tukey, $p<0,05$) (Tabla 3).

En cuanto a la distribución poblacional, en todos los sitios y en la mayoría de las escalas se encontró una distribución agregada donde $I_g > 1$. Sin embargo, en el sitio D solo en escalas grandes el I_g fue significativamente mayor a 1. En el sitio C se no registraron estadísticamente valores de I_g diferentes a 1, lo que indica una distribución aleatoria de los individuos para todas las escalas (Tabla 4, Figura 10).

Respecto al patrón de distribución por el método del vecino más cercano en el área total, los sitios A, B y D mostraron un patrón de distribución agregada, mientras que los valores calculados para el sitio C mostraron una distribución de individuos aleatoria (Tabla 5, Figura 11).

Tabla 3. Abundancia de individuos, número de refugios potenciales disponibles y porcentaje de ocupación de *G. vachoni* en los cuatro sitios de muestreo. Valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes (test de Tukey; $p > 0,05$). (*) Indica diferencias significativas entre los sitios.

	Sitio A		Sitio B		Sitio C		Sitio D		Total	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Total	86	100	25	100	58	100	30	100	199	100
Juveniles*	68	79,07	18	72,00	47	81,03	22	7,33	155	77,89
♀ inmaduras	6	6,98	2	8,00	3	5,17	4	13,33	15	7,54
♂ inmaduros	3	3,49	4	16,00	2	3,45	3	10,00	12	6,03
♀	8	9,30	1	4,0	6	10,34	1	3,33	16	8,04
♂	1	1,16	0	0	0	0	0	0	1	0,50
N° de refugios potenciales disponibles	2106		1858		2201		2789			
% de ocupación	4,08(b)		1,34 (a)		2,63 (ab)		1,07 (a)			

Tabla 4. Índice de Morisita (I_g) para la distribución de los individuos en los cuatro sitios de muestreo. Los resultados se presentan en diferentes tamaños de áreas (escala, m^2). (*) indica valores estadísticamente significativos.

Escala (m^2)	Sitio A	Sitio B	Sitio C	Sitio D
3000	1,27*	2,31*	1,04	1,4*
750	1,23*	2,97*	1,06	1,51*
188	1,79*	4,81*	1,28	1,38
47	2,01*	9,16*	1,44	1,65

Tabla 5. Valores de R según el método de la distancia al vecino más cercano para los cuatro sitios de muestreo.

	Sitio A	Sitio B	Sitio C	Sitio D
Puntos	86	25	58	30
Área	10813	10548	9733	9505,9
Densidad media	0,008	0,0024	0,006	0,0032
Distancia media	4,13	6,27	5,71	6,59
Distancia esperada	5,6	10,06	6,42	8,75
R	0,737	0,622	0,8898	0,753
P	3,1875E-06	0,0003	0,10537	0,008
Z	4,65	3,68	1,61	2,63
Patrón	Agrupado	Agrupado	Azar	Agrupado

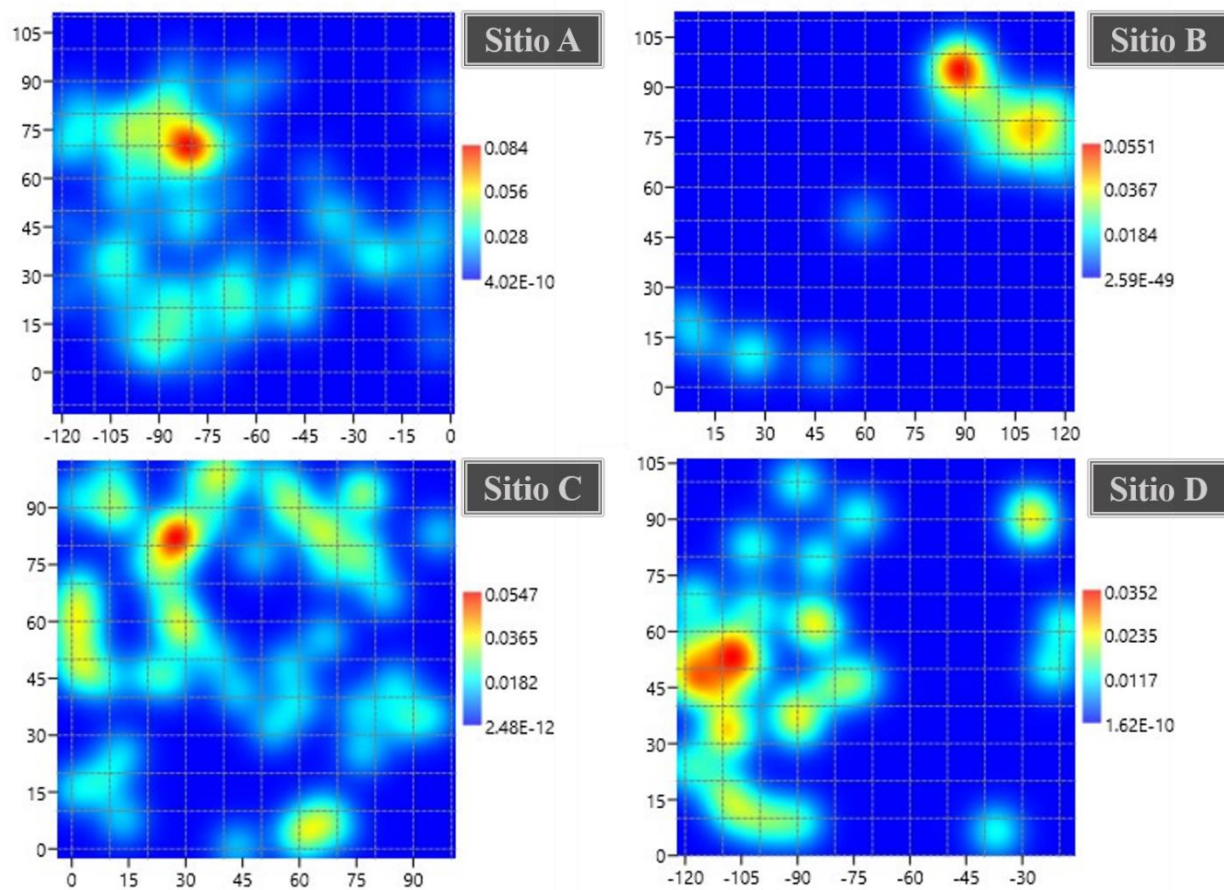


Figura 10. Gráficos de densidad de individuos de *G. vachoni*, mostrando la distribución de los mismos en los sitios de muestreo.

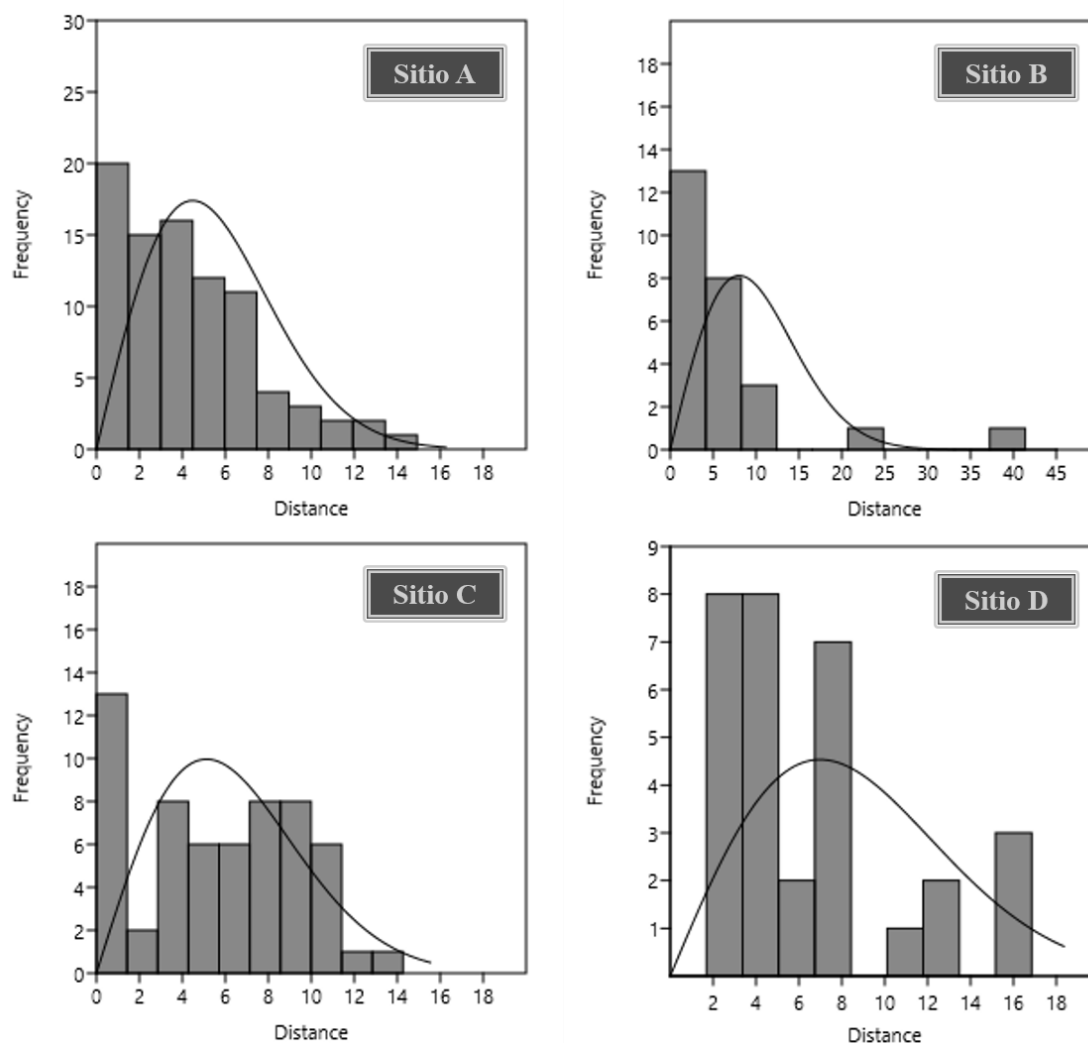


Figura 11. Histograma de frecuencias de distancias observadas *versus* las distancias esperadas para la distribución de los individuos de *G. vachoni* en los cuatro sitios de muestreo.

3.5. Características del suelo

Se registró la mayor compactación relativa del suelo en el sitio A ($0,77 \pm 0,08$), mientras que el menor valor se registró para el sitio B ($0,66 \pm 0,04$) (Tabla 6). Respecto a las comparaciones entre parcelas con presencia o ausencia de *G. vachoni*, no se registraron diferencias significativas. En el sitio C se reportó un pH significativamente menor que en el resto de los sitios ($\text{pH}=4,52 \pm 0,22$; $F=16,78$; $p<0,01$). Los valores de pH mínimos dentro de cada sitio se asociaron a las parcelas con ausencia de *G. vachoni* (Tabla 6).

Tabla 6. Conjunto de variables del microhábitat en parcelas con Presencia (P) y Ausencia (A) de *G. vachoni* en los sitios de muestreo. (*) Indica diferencias significativas entre los sitios.

	Variable	Sitio A	Sitio B	Sitio C
Tipo de vegetación (% cobertura)	Endémicas P-A	14,29 - 14,29	22,22 - 10,00	33,33* - 20,00
	Nativas P-A	61,90 - 64,29	61,11 - 50,00	66,67 - 40,00
	Exóticas P-A	23,81 - 14,29	16,67 - 40,00	0 - 6,67
Índices de heterogeneidad y diversidad	Equitatividad P-A	0,71 - 0,73	0,64 - 0,73	0,75 - 0,69
	Shannon P-A	1,24 - 1,05	1,01 - 0,67	0,94 - 1,0
	Simpson P-A	0,61 - 0,69	0,58 - 0,80	0,72 - 0,61
Características del suelo	pH P-A	5,47 (0,09) - 5,20 (0,39)	5,69 (0,68) - 5,67 (0,6)	4,61 (0,24) - 4,44 (0,21)
	Compactación relativa P-A	0,72 - 0,77	0,72 - 0,66	0,67 - 0,70

3.6. Características y composición de la vegetación

Se registraron 44 especies y 11 morfoespecies pertenecientes a 16 familias (Tabla 7, Anexo). Las familias más representadas fueron *Poaceae* y *Asteraceae* (Figura 12, Anexo). La riqueza media de especies fue $7,13 \pm 2,42$ en A; $5,38 \pm 1,41$ en C y $4,38 \pm 1,6$ en B (N=8 en cada sitio). Se registraron diferencias significativas entre los sitios A y B ($F=6,418$; $p<0,05$ y $F=6,231$; $p<0,05$, respectivamente). Además, se encontraron diferencias en la composición de especies entre los tres sitios según el índice de Jaccard, en el sitio A fue $CJ = 0,39$, en el sitio B fue $CJ = 0,25$ y $CJ = 0,28$ en el sitio C. *Acanthostyles buniifolius* (Asteraceae nativa) fue la única especie compartida en todas las parcelas con presencia de *G. vachoni* y en todos los sitios. *Glandularia platensis* (Verbenaceae) fue únicamente registrada en el sitio A; *Nasella melanosperma* (Poaceae) y *Pinus radiata* (Pinaceae) fueron halladas sólo en el sitio B, mientras que *Facelis retusa* (Asteraceae) y *Schizachyrium spicatum* (Poaceae) fueron exclusivas del sitio C. Las especies *Krapovickasia flavescens* (Malvaceae) y *Piptochaetium lejopodum* (Poaceae)

fueron encontradas en parcelas con presencia y ausencia de *G. vachoni* y en todos los sitios. El sitio C se caracterizó por poseer mayor abundancia de especies endémicas que el resto de los sitios ($F=2,87$; $p<0,05$; $N=8$ en cada sitio) (Tabla 6). Con respecto al número de especies endémicas, nativas y exóticas entre las parcelas con presencia y con ausencia de arañas no se registraron diferencias significativas. El grupo funcional con mayor nivel de significancia de cobertura fue el de gramíneas perennes para ambos tipos de parcelas.

3.7. Heterogeneidad y diversidad

Se evaluaron diferentes índices para determinar la heterogeneidad y la diversidad del microhábitat en cada sitio. A pesar de que el índice de Simpson (uniformidad de la comunidad) y el índice de Equitatividad fueron menores para parcelas con presencia *G. vachoni*, no se encontraron diferencias significativas con las parcelas con ausencia de araña (Tabla 6). El índice de Shannon (diversidad) fue menor para las parcelas con ausencia que para las parcelas con presencia de *G. vachoni* (Tabla 6).

4. Discusión

4.1. Descripción de la cueva

Las cuevas de *G. vachoni* presentaron una arquitectura más simple que la descrita para otras terafósidas (Yañez y Floater 2000, Canning et al. 2014); quizá la presencia de rocas como protección natural puede explicar dicha simplicidad. Como era esperado, los individuos de la Categoría 3 presentaron refugios de mayor tamaño; sin embargo, los individuos medianos (Categoría 2) se encontraron en los refugios más pequeños, incluso que los individuos pertenecientes a la Categoría 1. Probablemente, los individuos de mayor tamaño habitan cuevas de forma permanente y requieren mayores dimensiones donde puedan alimentarse, depositar ootecas y mudar. Asimismo, los individuos más pequeños, que se encuentran en una etapa muy vulnerable del desarrollo (Baerg 1958), podrían mudar y alimentarse dentro de la misma cueva a modo de protección. En cambio, los individuos medianos posiblemente utilicen los refugios de forma temporal, por lo que no estarían condicionados por las dimensiones del mismo.

4.2. Actividad nocturna, seguimiento de individuos y registro de ootecas

Si bien la actividad registrada por parte de los individuos de *G. vachoni* fue escasa, se pudo determinar que no emergen al atardecer como se ha registrado para otras especies de tarántulas (Shillington y McEwen 2006, Álvarez et al. 2016), sino que comienzan la actividad más tarde, ya de noche. Mas allá de esta diferencia horaria, los resultados coinciden con los propuestos para la mayoría de los terafósidos donde se demuestran hábitos nocturnos y se plantea que podrían reflejar un biorritmo interno sincronizado con factores externos como la temperatura, la humedad y los cambios en la luz (Cloudsley-Thompson 1987, Álvarez et al. 2016). Dichos factores externos parecen ser determinantes para la actividad de la especie, que necesita condiciones óptimas para abandonar la cueva. Los restos de ootecas y de presas hallados fuera de la cueva, pero bajo la piedra sugieren que el único propósito de *G. vachoni* para exponerse a los riesgos externos es la captura de presas y la reproducción. Además, los individuos marcados se encontraron cerca de sus cuevas, demostrando un área limitada de actividad, al igual que lo encontrado para *Eupalaestrus weijenberghi* (Álvarez et al. 2016). Tanto las cortas distancias recorridas durante el tiempo de actividad como los hábitos nocturnos sugieren que con esta estrategia

las tarántulas minimizan los peligros de depredación, las interacciones peligrosas con otros organismos y el riesgo de deshidratación por las temperaturas diurnas.

La información obtenida durante el presente estudio sumado a los escasos antecedentes bibliográficos (Ferretti y Pérez-Miles 2011, Ferretti et al. 2013) permiten organizar el ciclo reproductivo de *G. vachoni*. Las cópulas suceden durante noviembre y octubre (período de actividad de los machos) y las puestas tienen lugar a fines de diciembre y principios de enero. Las hembras protegen las ootecas dentro de sus cuevas hasta febrero donde emergen los juveniles. Se sostiene que durante ese período la madre probablemente no se alimenta (Postiglioni et al. 2005). Las hembras que no fueron fecundadas durante el período reproductivo mudan durante diciembre. Coincidiendo con lo reportado por Ferretti y Pérez-Miles (2011), se llega a la conclusión que las hembras se reproducen una vez al año. Además, los datos demográficos obtenidos durante los muestreos nos permiten estimar un sesgo sexual favorable para las hembras (teniendo en cuenta los individuos subadultos, se registran 3 hembras cada 1 macho).

Respecto a la fidelidad al refugio, se encontró que la hembra que se reprodujo durante el año de muestreo fue la única que abandonó su cueva. Durante el seguimiento se realizó el máximo esfuerzo para no ocasionar disturbios, sin embargo, es posible que las precauciones no fueran suficientes y las perturbaciones indujeran a la hembra a dejar la cueva. Otra posibilidad sería que la presencia de la descendencia a su alrededor haya estimulado la búsqueda activa de un sitio con menos individuos, para evitar la competencia.

En estudios previos se demostró que en algunas especies de arañas es posible que exista una relación positiva entre la masa de las hembras y la fertilidad, tanto para el tamaño de la puesta como de los juveniles (Simpson 1992). Esto podría explicar la menor cantidad de mudas registradas dentro de las ootecas de *G. vachoni*, comparado con lo reportado para otras tarántulas levemente más grandes (Postiglioni et al. 2005, Panzera et al. 2009, Jones et al. 2014). También es posible que aquellas ootecas que se encontraron desprotegidas hayan perdido algunas de sus mudas por acción del viento. Si bien, las dimensiones de las ootecas coinciden con las registradas para otras tarántulas, por ejemplo *Grammostola burzaquensis* (Ibarra Grasso 1964), el tamaño fue menor al reportado para la misma especie, pero en condiciones de laboratorio (Ferretti et al. 2012). Esto podría sugerir que condiciones climáticas adversas o la degradación del hábitat provocan una

disminución en la fertilidad, con producción de ootecas más pequeñas y por lo tanto con menor cantidad de juveniles. Según Teller et al. (2014), la degradación del hábitat provoca una fecundidad reducida en los individuos.

4.3. Demografía, abundancia y distribución poblacional

Si bien el número de refugios potenciales disponibles en el sitio con actividades turísticas fue mayor que en el resto de los sitios, los individuos registrados fueron relativamente escasos, por lo que el porcentaje de ocupación fue menor que en los demás sitios. Probablemente, el disturbio debido al turismo en este sector afecte negativamente la abundancia de *G. vachoni*. M'Rabet et al. (2007) también encontraron una relación negativa entre la densidad de la tarántula *Brachypelma vagans* Ausserer 1875 y la intensidad de las actividades humanas. Asimismo, se encontraron pocos individuos de *G. vachoni* en el sitio invadido por *Pinus*, aunque la disponibilidad de refugios potenciales también fue menor. La alteración del ambiente natural y la introducción de especies leñosas exóticas podría condicionar la distribución de *G. vachoni*, restringiendo el número de refugios potenciales disponibles. Por otra parte, en el sitio afectado por la ganadería, se reportó la mayor abundancia de individuos y el mayor porcentaje de ocupación, por lo que se puede concluir que estos parámetros poblacionales no se ven afectados por la presencia del ganado ni de caballos cimarrones. Posiblemente, la heterogeneidad vegetal causada por el pastoreo del ganado (Loydi y Distel 2010) sea más apropiada para el desarrollo de las poblaciones de *G. vachoni*, promoviendo la complejidad y heterogeneidad ambiental alrededor de los refugios. Esta afirmación coincide con estudios anteriores, donde se demuestra que el incremento de diversidad específica y funcional relacionado con el pastoreo aumenta la abundancia de artrópodos, presas potenciales de las arañas (Oliveira Leal et al. 2016).

Los regímenes de disturbios en el ambiente juegan un papel importante que determina la distribución de los individuos (Main 2001, Soberon 2007, Canning et al. 2014). Asimismo, la distribución se ve afectada por la escala y por las interacciones intraespecíficas dentro de las poblaciones (Schoener y Toft 1983, Yanez y Floater 2000, Proches et al. 2010). Según Hortal et al. (2010) el concepto de dinámica de ocupación del ambiente es el producto de varios procesos que afectan la demografía de las poblaciones y el movimiento de sus individuos. Como muchas otras tarántulas, la distribución espacial

de *G. vachoni* es agregada (Yañez y Floater 2000, Pérez-Miles et al. 2005, Ferretti et al. 2014, Souza-Silva et al. 2014). Una explicación posible es que la capacidad limitada de dispersión establece grupos de alta densidad de individuos, en su mayoría compuestos por juveniles (Riechling et al. 2011). El índice de distribución de Morisita (I_g) se considera una de las mejores medidas para estimar la dispersión de los individuos ya que es independiente de la densidad de la población y del tamaño de la muestra (Southwood y Henderson 2009). Además, en este trabajo se encontró que el I_g aumenta al disminuir la escala, es decir, en áreas grandes (3000m^2), el índice es más pequeño y a medida que se aumenta la escala y las áreas son menores (hasta 47m^2) el I_g aumenta demostrando mayor agrupación de los individuos. Todos los sitios disturbados analizados en este estudio arrojaron una distribución agrupada en la mayoría de las escalas utilizadas. Sólo el sitio sometido a las actividades turísticas mostró valores mayores a 1 pero en escalas pequeñas, sin embargo estos valores no resultaron significativos. El sitio considerado prístino, mostró valores mayores a uno, pero no fueron estadísticamente significativos por lo que se estableció que los individuos siguen un patrón de distribución aleatoria. Del mismo modo, los análisis de la distancia al vecino más cercano estimaron que las distancias medias observadas fueron menores a las esperadas, arrojando una distribución significativamente agrupada para todos los sitios disturbados. En este caso, el sitio sin alteraciones también presentó una distancia media observada menor a la esperada pero no significativamente diferente a la esperada por el azar.

Los resultados de estos análisis sugieren que, en hábitats disturbados, las áreas óptimas para habitar por *G. vachoni* son reducidas a pequeños parches incrementando la agrupación de los individuos, mientras que en ambientes sin perturbaciones, los individuos pueden mantener una distribución aleatoria. Main (1987) sostiene que debido al bajo poder de dispersión, el ciclo de vida largo y el estilo de vida sedentario, las migalomorfos, son capaces de persistir en áreas pequeñas y aisladas.

4.4. Características del suelo

Gotelli (1993) demostró que en predadores del tipo *sit and wait* la selección del microhábitat es fuertemente influenciada por las características del suelo. Además, M'Rabet et al. (2007) encontraron que la densidad de *B. vagans* depende del tipo de suelo. No obstante, en el presente estudio no se encontró ningún tipo de correlación entre la

ocurrencia de *G. vachoni* y las características del suelo. Para otras especies se demostró que el tipo de suelo es importante en la construcción de cuevas, debido al riesgo de colapso cuando las arañas cubren solo parcialmente las cuevas con seda (Main 2001, Canning et al. 2014). Sin embargo, *G. vachoni* construye cuevas simples y poco profundas, siendo mínimo el riesgo de colapsamiento.

La invasión de *Pinus* en el sitio B influye en la humedad del suelo y reduce los niveles de luz solar incidente (Cuevas y Zalba 2010). Por lo tanto, estos factores podrían ser una de las razones por las que se registraron menos individuos en el sitio B que en el resto de los sitios. Muchos estudios indican que factores ambientales como la temperatura, la humedad y la intensidad de la luz pueden afectar la distribución de especies de arañas y además modificar las tasas de desarrollo, supervivencia, reproducción, tamaño del adulto y longevidad, tanto entre individuos heteroespecíficos como coespecíficos (Evans y Hambler 1995, Yañez y Floater 2000).

4.5. Caracterización de la vegetación

En este estudio se encontró que tanto la composición de las especies, como la heterogeneidad y la diversidad de la comunidad vegetal son influenciadas por los diferentes regímenes de disturbio, alterando la distribución de las arañas. En general, las parcelas con arañas mostraron microhábitats más heterogéneos y diversos que las parcelas sin arañas, aunque no se registraron diferencias significativas en los índices de diversidad. Algunos estudios proponen que la heterogeneidad del hábitat proporciona a los predadores generalistas más alternativas de presas para que puedan establecer sus poblaciones y beneficiarse de una variedad de presas naturales más accesibles en hábitats estructuralmente más diversos (Siira-Pietikainen et al. 2003, Cai et al. 2010, Múnevar et al. 2018). Además, se encontró que a escala local en los pastizales serranos del Sistema de Ventania, la intensidad moderada de pastoreo favorece la diversidad de plantas y por lo tanto la heterogeneidad del ambiente (Nai-Bregaglio et al. 2002, Loydi y Distel 2010). Con estos resultados se puede inferir que la mayor complejidad reportada en el microhábitat favorece la presencia de *G. vachoni*.

Acanthostyles buniifolius fue la única especie compartida en todas las parcelas con presencia de *G. vachoni* en todos los sitios de muestreo. Esta especie presenta una

distribución característica de los pastizales serranos de piedemonte y se caracteriza por crecer en áreas secas y cálidas con alta radiación solar y amplitud térmica estacional muy marcada (Frangi y Botino 1995). Estos factores podrían influenciar sobre la distribución de *G. vachoni* indirectamente a través de sus efectos en el microclima.

Mientras que muchos estudios destacan la importancia en la estructura del hábitat sobre la distribución y la abundancia de arañas de tela y cursoriales (Hurd y Fagan 1992, Bradley 1993, Simmonds et al. 1994, Podgaiski y Rodriguez 2016, Barton et al. 2017, Spear et al. 2017, Múnevar et al. 2018), no se encontró evidencia que muestre que la vegetación tenga algún efecto directo sobre la presencia de cuevas de *G. vachoni*. Sin embargo, la heterogeneidad de los recursos (por ejemplo, la riqueza específica y funcional de las plantas) y la disponibilidad de presas podrían incrementar la disponibilidad de nicho para las arañas en el pastizal serrano y proporcionar recursos que permitan su permanencia y expansión.

5. Conclusiones

Se encontró que *G. vachoni* es sensible al estrés ambiental y ecosistémico presente en los pastizales serranos disturbados, resultando en diferentes patrones de ocupación. *Grammostola vachoni* presentó mayor abundancia tanto en pastizales pastoreados como en pastizales no disturbados. El pastoreo no afecta la presencia de la especie, pero se observa que las actividades turísticas, así como la invasión de árboles exóticos condicionan su ocurrencia, alterando indirectamente la disponibilidad de refugios.

Según Langellotto y Denno (2004) y Múnevar et al. (2018) la abundancia de insectos presas palatables y la complejidad estructural del hábitat son dos de los factores más significantes para predecir la abundancia, densidad y la selección del hábitat de las arañas. Wise (1979) y Leborgne y Pasquet (2005) resaltaron la importancia de la disponibilidad de presas en la fecundidad, la condición corporal y la persistencia de las arañas. Sin embargo, los terafósidos pueden sobrevivir por largos períodos sin alimentarse y sus tasas metabólicas son relativamente bajas con lo que reducen la frecuencia de alimentación, produciendo ciclos de vida de desarrollo lento y gran longevidad (Cloudsley-Thompson 1983, Provencher y Riechert 1991). La mayoría de los estudios ecológicos de arañas son realizados en arañas constructoras de tela y sólo unos pocos son basados en arañas del tipo *sit and wait* como las tarántulas. La disponibilidad de recursos tróficos, tanto como la competencia por ellos podría ser un factor que condicione la presencia y la abundancia de *G. vachoni* en el pastizal.

Los cambios a gran escala en la vegetación del pastizal serrano nativo limitan la oportunidad de dispersión a nuevos hábitats y esto constituye uno de los mayores problemas que afecta la distribución de la especie. El presente estudio muestra que la ocurrencia de *G. vachoni* es posible en hábitat degradados. Sin embargo, la continua regresión de los pastizales serranos (Bilenca y Miñaro 2004) ponen el riesgo la viabilidad de la especie a largo plazo. Asimismo, los terafósidos presentan mecanismos limitados de dispersión (Cutler y Guarisco 1995, Jankowski-Bell y Horner 1999). Por lo tanto, en una matriz de hábitats alterada con ambientes fragmentados, disminuyen las posibilidades de recolonización y la abundancia de los individuos en diferentes fragmentos.

La gran presión impuesta por las actividades humanas en los sistemas naturales pone en riesgo a las especies y sus interacciones, pero también limita las opciones para el desarrollo de planes de conservación, disminuyendo las interacciones de las poblaciones

humanas con los remanentes naturales (Brown 1996, Kim y Byrne 2006). La identificación de los efectos producidos por los disturbios ya sea a escala local o regional es solo el primer paso en un largo proceso para la conservación de los pastizales serranos naturales.

Este capítulo provee información que permite localizar áreas donde las poblaciones de *G. vachoni* pueden ser mantenidas, revelando sus preferencias para la construcción de cuevas y también las abundancias bajo diferentes regímenes de disturbios. La información aportada es muy importante ya que provee datos para una futura re-categorización de *G. vachoni* en el Lista Roja de la UICN. Los presentes resultados son consistentes con otros estudios donde las arañas han demostrado ser buenos bioindicadores de diferentes disturbios (Dias et al. 2011, Ghione et al. 2013, Samu et al. 2014, Ossamy et al. 2016, Torres et al. 2016, Spear et al. 2017). Como producto de este estudio se propone por primera vez una especie de Theraphosidae como bioindicadora para evaluar la condición del pastizal serrano natural.

CAPÍTULO V

Modelos de distribución potencial actual y
futura como enfoque para la conservación
de *Grammostola vachoni*

1. Introducción

Para la distribución de los animales ectotermos, el clima es uno de los factores más importantes (Kearny y Porter 2009). A partir del clima es posible realizar una aproximación al conjunto de condiciones ambientales que necesita una especie para sobrevivir y reproducirse, parámetro definido como nicho ecológico (Hutchinson 1957). Además, los factores climáticos condicionan la distribución espacial de las especies y conforman una herramienta importante para determinar factores ecológicos, biogeográficos, evolutivos y de conservación (Guisan y Thuiller 2005, Acosta 2008, Taucaré-Ríos 2017).

La acelerada disminución en la abundancia y los procesos de extinción de muchas especies constituyen un desafío contemporáneo para la conservación de la naturaleza y conforman uno de los problemas de importancia mundial (Thomas et al. 2004). Para las especies que se encuentran en peligro, el cambio climático puede constituir una nueva e importante amenaza (Brook et al. 2008) y para mitigar este impacto es necesario reformular los planes de manejo y gestión e incluir medidas específicas que permitan resguardar a las especies y los espacios donde habitan.

La vulnerabilidad de las especies al cambio climático depende principalmente de su sensibilidad, definida como la capacidad de resistir a amenazas específicas (Williams et al. 2008). Esta sensibilidad intrínseca está controlada esencialmente por factores que determinan la capacidad de adaptación de la especie (Williams et al. 2008). Entre ellos se encuentran por ejemplo, la habilidad de dispersión, la plasticidad fenotípica, la tolerancia fisiológica al estrés térmico y la diversidad genética de la especie.

A lo largo de todo el mundo, los efectos negativos más fuertes debidos a la destrucción del hábitat y al cambio climático se producen sobre las especies endémicas, con baja dispersión y movilidad (Thomas et al. 2004, de Groot et al. 2009). Como consecuencia del cambio climático las especies tienden a retraerse en áreas con condiciones topográficas y micro climáticas más ventajosas (de Groot et al. 2009, Mason et al. 2018). De modo que uno de los requisitos más importantes para el éxito en la conservación de especies endémicas es la disponibilidad de información sobre su distribución (de Groot et al. 2009). Cuando el número y el tamaño de la población decrece como consecuencia de los disturbios, los efectos estocásticos adquieren mayor importancia para la

persistencia de la especie (Pedersen y Loeschcke 2001). Desde el punto de vista metapoblacional, el aumento de la estocasticidad ambiental y demográfica puede reducir radicalmente el tiempo de persistencia de las especies (Hanski 1991).

La mayor parte de los estudios que han evaluado la vulnerabilidad de las especies ante el cambio climático se basan en los modelos de distribución de especies (SDM, *Species Distribution Modeling*). Dichos modelos han sido utilizados para predecir áreas ecológicamente aptas para determinadas especies, mediante proyecciones climáticas pasadas, presentes y futuras (Arribas et al. 2012). Conforman una herramienta empírica, robusta, repetible y fácil de utilizar, que pueden ayudar a identificar potenciales zonas a conservar y/o restaurar (Philips y Dunik 2008, Morales 2012) (Figura 1). Estas técnicas de modelado de distribución brindan como resultado general la similitud ambiental de cada punto del terreno con las zonas de presencia actual de la especie. Por lo tanto, los SDM calculan la idoneidad del hábitat para el desarrollo de poblaciones de una especie a partir de observaciones de presencia y de una serie de variables ambientales que actúan como predictores (Ferrier y Guisan 2006) (Figura 1). Se define la idoneidad del hábitat como la relación, ya sea matemática o estadística, entre la distribución real conocida y un conjunto de variables independientes que se usan como indicadores. Las variables suelen ser geológicas, topográficas o climáticas y se espera que, individualmente o en combinación, permitan definir los factores ambientales que delimiten las condiciones favorables para la presencia de la especie (Guisan y Zimmermann 2000, Mateo et al. 2011). Frecuentemente, las limitaciones en la distribución de las especies están asociadas con las variables climáticas (Parmesan 2006, Sexton et al. 2009). Sin embargo, existen otras variables que los SDM no tienen en consideración, por ejemplo, la accesibilidad del hábitat, la vegetación, las interacciones con otras especies, la dispersión y la genética poblacional. Por tal motivo es necesario interpretar los resultados de los modelos de manera cautelosa teniendo en cuenta estas limitaciones, que podrían ayudar a comprender los mapas de distribución potencial.

Las variables que se incluyen deben cumplir con ciertas condiciones. En primer lugar, deben ser potencialmente explicativas, es decir tener una relación potencial con la distribución de la especie ya sea directamente como factor limitante o como indicador a través de relaciones indirectas. En segundo lugar, tienen que mostrar una variabilidad significativa en la zona de estudio. Por último, las variables deben ser independientes o

al menos no estar correlacionadas entre sí, especialmente si se busca una interpretación biológica de la importancia relativa de las variables (Graham 2003).

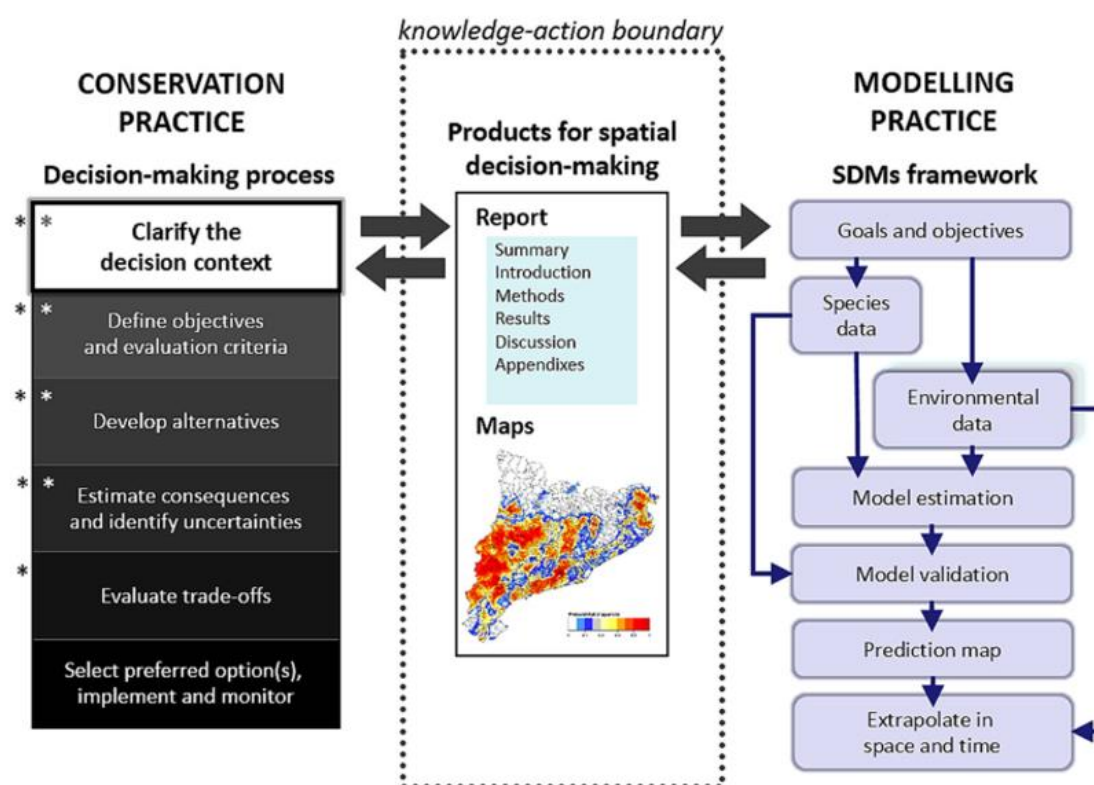


Figura 1. Flujo de información y trabajo entre las prácticas de conservación y modelado, resaltando los productos generados como herramientas claves en el límite entre conocimiento-acción. Proceso teórico de la toma de decisiones con contribución potencial de los Modelos de Distribución mediante evaluaciones directas (asterisco interno) o evaluaciones con incertidumbre (asterisco externo). Extraído de Villero et al. (2017).

Los SDM resultan primordiales en la biología de la conservación, siendo utilizados para descubrir poblaciones de especies en peligro de extinción, priorizar áreas para la conservación y predecir el flujo génico entre las poblaciones. Según Hernández et al. (2008), su valor en conservación está basado en que:

- Indican potenciales sitios a priorizar en el caso de que sean necesarias las exploraciones directas.
- Entregan lineamientos para determinar el comportamiento de las especies frente a alteraciones exógenas, principalmente antrópicas.
- Brindan información sobre sitios a conservar.

Existen numerosos programas para realizar modelados que utilizan distintos métodos y datos para desarrollar predicciones. Dentro de estos modelos se encuentra el *software* MaxEnt (Phillips et al. 2006). Este programa posee algunas ventajas sobre los demás: 1) utiliza solo datos de presencia mientras que otros modelos utilizan datos de presencia y ausencia, 2) presenta un mejor desempeño en comparación con otros métodos similares, especialmente cuando se utiliza un número pequeño de muestras (Elith et al. 2005, Philips et al. 2006, Hernández et al. 2008), 3) es de uso libre.

Se estima que el cambio climático podría volverse la principal amenaza sobre las especies y la biodiversidad en el futuro (Thuiller 2007). Además de los efectos directos, se predicen efectos indirectos sobre los sistemas biológicos, tales como el cambio en el uso del suelo, la dispersión de especies exóticas, la extinción de especies endémicas y las epidemias (Brook et al. 2008). En general, los bordes del rango de distribución de las especies son más sensibles al cambio climático, por lo que ciertas poblaciones serán las primeras en expresar cambios en los parámetros demográficos (Anderson et al. 2009). Es por esto que resulta imperativo estudiar la distribución presente y proyectar los cambios a futuro para planificar, estimar y mitigar el impacto potencial del calentamiento global sobre la distribución de las especies (Elith y Leathwick 2009).

Grammostola vachoni es una especie endémica y nativa del pastizal serrano de Argentina. Posee características biológicas que podrían promover su aislamiento y, posiblemente incrementen su vulnerabilidad al cambio climático. Su hábitat se encuentra sometido a una continua regresión como consecuencia del avance de actividades antrópicas, por ejemplo el progreso de la frontera agrícola-ganadera y la urbanización. Si bien Main (1987) sostiene que las migalomorfas poseen características biológicas que les permiten persistir en áreas pequeñas y aisladas, también sugiere que la naturaleza sedentaria de estas especies aumenta su vulnerabilidad. Hasta el momento no se han realizado proyecciones a largo plazo sobre la distribución geográfica de *G. vachoni*. En tal sentido, resultaría muy importante para la conservación de la especie poder determinar si su distribución está afectada por el cambio climático y reconocer qué variables climáticas estarían involucradas.

El **objetivo principal** de este capítulo es modelar la distribución geográfica potencial de *G. vachoni* mediante un perfil bioclimático actual y futuro. Como **objetivos secundarios** se plantearon: 1) Establecer la importancia relativa de las variables

climáticas que explicarían la distribución de *G. vachoni* utilizando distintos modelos; 2) Analizar los modelos generados en diferentes escenarios de clima futuro para evaluar el posible efecto del cambio climático en la distribución potencial total de la especie; 3) Interpretar los posibles efectos del cambio climático global sobre la población con el fin de optimizar los esfuerzos de conservación de la especie.

Se ponen a prueba las siguientes **hipótesis**: 1) La distribución actual de la especie está condicionada por las variables climáticas relacionadas con la temperatura; 2) La distribución potencial futura se encuentra más restringida y fragmentada que la distribución actual de la especie; 3) La distribución futura de *G. vachoni* proyectada en los escenarios de calentamiento global más extremos, exhibe las mayores retracciones.

2. Materiales y métodos

2.1. Base de datos

Se elaboró una base de datos de ocurrencia para incluir los sitios donde se reporta la presencia de *G. vachoni*. La información se obtuvo a partir de registros propios, de la literatura disponible (Schiapelli y Gerschman 1961, Ferretti et al. 2011, Ferretti et al. 2013), y del Dr. Nelson Ferretti, georreferenciados *in situ*. Se trabajó con un total de 53 registros de presencia (Tabla 1, Anexo).

2.2. Variables bioclimáticas

Se utilizaron dos grupos de variables climáticas: Grupo 1 (G1) y Grupo (G2). El G1 se conformó con 19 variables bioclimáticas extraídas de la base de datos de WorldClim (Fick et al. 2017) con una resolución de 30 segundos (aproximadamente 1 km). Estas variables se utilizaron posteriormente como base para las proyecciones futuras. Las variables climáticas se presentan en la forma de archivos ráster y se derivan de los valores mensuales de la temperatura y de la precipitación, representando las tendencias anuales, estacionalidad, y factores ambientales extremos o limitantes. A continuación se detallan las variables bioclimáticas: BIO1= temperatura media anual; BIO2= margen diurno medio [media mensual (temperatura máxima-temperatura mínima)]; BIO3= isothermalidad ($B2 / B7$) (*100); BIO4= estacionalidad de la temperatura (desviación estándar *100); BIO5= temperatura máxima en el mes más cálido; BIO6= temperatura mínima en el mes más frío; BIO7= rango anual de temperatura (BIO5-BIO6); BIO8= temperatura media durante el trimestre más húmedo; BIO9= temperatura media durante el trimestre más seco; BIO10= temperatura media durante el trimestre más cálido, y BIO11= temperatura media durante el trimestre más frío; BIO12= precipitación anual; BIO13= precipitación durante el mes más húmedo; BIO14= precipitación durante el mes más seco; BIO15= estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación); BIO16= precipitación durante el trimestre más húmedo; BIO17=precipitación durante el trimestre más seco; BIO18= precipitación durante el trimestre más cálido; BIO19= precipitación durante el trimestre más frío.

El G2 estuvo constituido por variables con valores mensuales extraído de la misma base de datos y en la misma resolución (30 segundos) que las pertenecientes al G1. Sin

embargo, estas variables brindan valores mensuales de los diferentes aspectos (desde enero (1) a diciembre (12)): temperatura mínima ($^{\circ}\text{C}$), temperatura máxima ($^{\circ}\text{C}$), temperatura promedio ($^{\circ}\text{C}$), precipitación (mm), radiación solar ($\text{KJ m}^{-2}\text{día}^{-1}$), velocidad del viento (ms^{-1}) y presión de vapor de agua (kPa) (Fick et al. 2017).

Para analizar el cambio climático en la distribución de la especie se proyectaron escenarios climáticos para los años 2050 y 2070 disponibles en WorldClim. Se utilizó la información disponible más reciente del CMIP5 (<https://cmip.llnl.gov/cmip5/>) previamente evaluada y testeada (Radić y Clarke 2011, Zank et al. 2014) y se seleccionó el modelo CCSM4, considerado el más apropiado para la región estudiada (Rolla et al. 2018). Fueron empleados cuatro Rutas de Concentración Representativas (RCP), RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5 que simulan cómo el sistema climático responde al incremento en los niveles de Gases de Efecto Invernadero antropogénicos (consideran el tamaño de la población humana, avances tecnológicos y tendencias socioeconómicas):

- RCP 2.6: Escenario más optimista, producción de bio-energía y reducción de un 40% de las emisiones de metano.

- RCP 4.5: Reducción de emisiones ambiciosa, programas de reforestación y reducción de cultivos.

- RCP 6: Fuerte dependencia de los combustibles fósiles y emisiones de metano estables.

- RCP 8.5: Escenario más pesimista, en el futuro no incluye cambio de leyes para reducir las emisiones.

2.3. Método de modelado

Utilizando el programa Diva-Gis (Hijmans et al. 2004) se extrajeron valores aleatorios de las variables ambientales para evaluar la correlación y las variables de mayor contribución. Posteriormente se utilizó el programa Infostat (Di Rienzo et al. 2016) para obtener los valores de correlación de Pearson. Para las variables que se encontraron altamente correlacionadas ($r > 0,75$) se escogió la variable que presentara mayor variación o con mayor significado biológico para la especie (Debandi et al. 2012). La confección de los SDM se realizó con el programa MaxEnt v3.4 (Phillips et al. 2009) que estima la probabilidad de distribución esperada encontrando la probabilidad de distribución que es más uniforme (entropía máxima). Se utilizó el programa con los ajustes por defecto, a

excepción del porcentaje de los datos seleccionados aleatoriamente para testear el modelo (*random test porcentaje*) el cual se estableció en 25% (DeMatteo y Loiselle 2008). De esta manera, MaxEnt divide el conjunto de datos de presencia en 2 porciones: una con los datos de entrenamiento (localidades de presencia) y la otra con datos de prueba (25% de los datos de entrenamiento) y utiliza estos últimos para efectuar la evaluación del modelo. El rendimiento del modelo se evaluó usando el área bajo la curva (AUC) generada por los datos de entrenamiento. El AUC varía de 0 a 1, siendo 1 el valor de óptimo desempeño. Los valores de AUC superiores a 0,9 indican un poder predictivo muy bueno, valores entre 0,8 y 0,9 indican un buen valor predictivo y valores entre 0,7 y 0,8 indican un valor predictivo útil, pero bajo (Swets 1988). Valores cercanos o por debajo de 0,5 indican que el modelo no es informativo. Además, se utilizó el umbral de corte que maximiza la sensibilidad y la especificidad del modelo (*maximum training sensitivity plus specificity*), que ha sido considerado como uno de los métodos más robustos (Liu et al. 2005). La sensibilidad de un modelo es el porcentaje de acierto en los puntos de presencia, mientras que la especificidad es el porcentaje de acierto en los puntos de ausencia. Una medida adicional de la conducta del modelo es la ganancia de entrenamiento regularizada. Esta variable describe la adecuación de los datos de presencia de la distribución comparados con una distribución uniforme (Gormley et al. 2011). La ganancia se define como la probabilidad logarítmica media e indica la proximidad del modelo alrededor de la muestra de presencias. Si la ganancia es igual a 2, significa que la probabilidad media de las muestras de presencia es $\exp(2)$, aproximadamente 7.4 veces mayor que un píxel aleatorio de pseudo-ausencia (Phillips 2006).

Con el fin de establecer la importancia relativa de cada una de las variables sobre la conformación del área de distribución geográfica de *G. vachoni*, se realizaron análisis de Jackknife. Se ajustan los modelos con una sola variable a la vez y se mide el ajuste respecto al modelo completo (con todas las variables). Una vez obtenida la imagen en MaxEnt, se transfirió en formato .grd a Diva-Gis, ya que permite una mejor contextualización y manipulación de la imagen.

3. Resultados

3.1. Modelos de distribución con variables climáticas actuales

MODELO 1. Modelo con 19 variables bioclimáticas (G1)

Se seleccionaron siete variables que no mostraron correlación entre ellas: BIO5, BIO8, BIO10, BIO13, BIO15, BIO17 y BIO19. El modelo arrojó una ganancia de 1.978 y un valor de AUC=0,952, demostrando un buen nivel de ajuste con alta confiabilidad del comportamiento del modelo. El porcentaje de contribución de cada variable, muestra que las variables relacionadas con la temperatura son la de mayor importancia (Tabla 2). Con respecto al análisis de Jackknife, se observa que las variables que aportaron más ganancia al modelo, son en general las que contribuyeron con mayor porcentaje a la explicación del mismo (Figura 2). La variable que por sí sola predijo de manera más efectiva la distribución de los datos fue la temperatura media durante el trimestre más cálido (BIO10) (Figura 2). En cuanto al mapa de la distribución potencial actual de la especie, el modelo predice que las áreas de mayor idoneidad corresponden a los pastizales serranos de la provincia de Buenos Aires y Córdoba (Figura 5).

Tabla 2. Porcentaje de contribución de las variables utilizadas para realizar modelo de distribución de *G. vachoni*. BIO5= temperatura máxima en el mes más cálido; BIO8= temperatura media durante el trimestre más húmedo; BIO10= temperatura media durante el trimestre más cálido; BIO13= precipitación durante el mes más húmedo; BIO15= estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación); BIO17=precipitación durante el trimestre más seco; BIO19= precipitación durante el trimestre más frío.

Variable	Porcentaje de contribución
BIO10	28,9
BIO8	18,6
BIO19	15,2
BIO17	13,8
BIO15	13,3
BIO13	7
BIO5	3,4

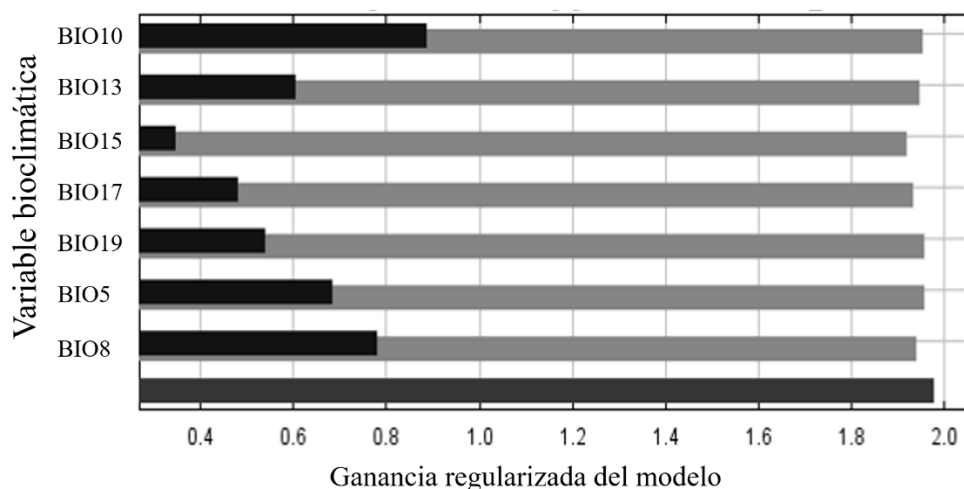
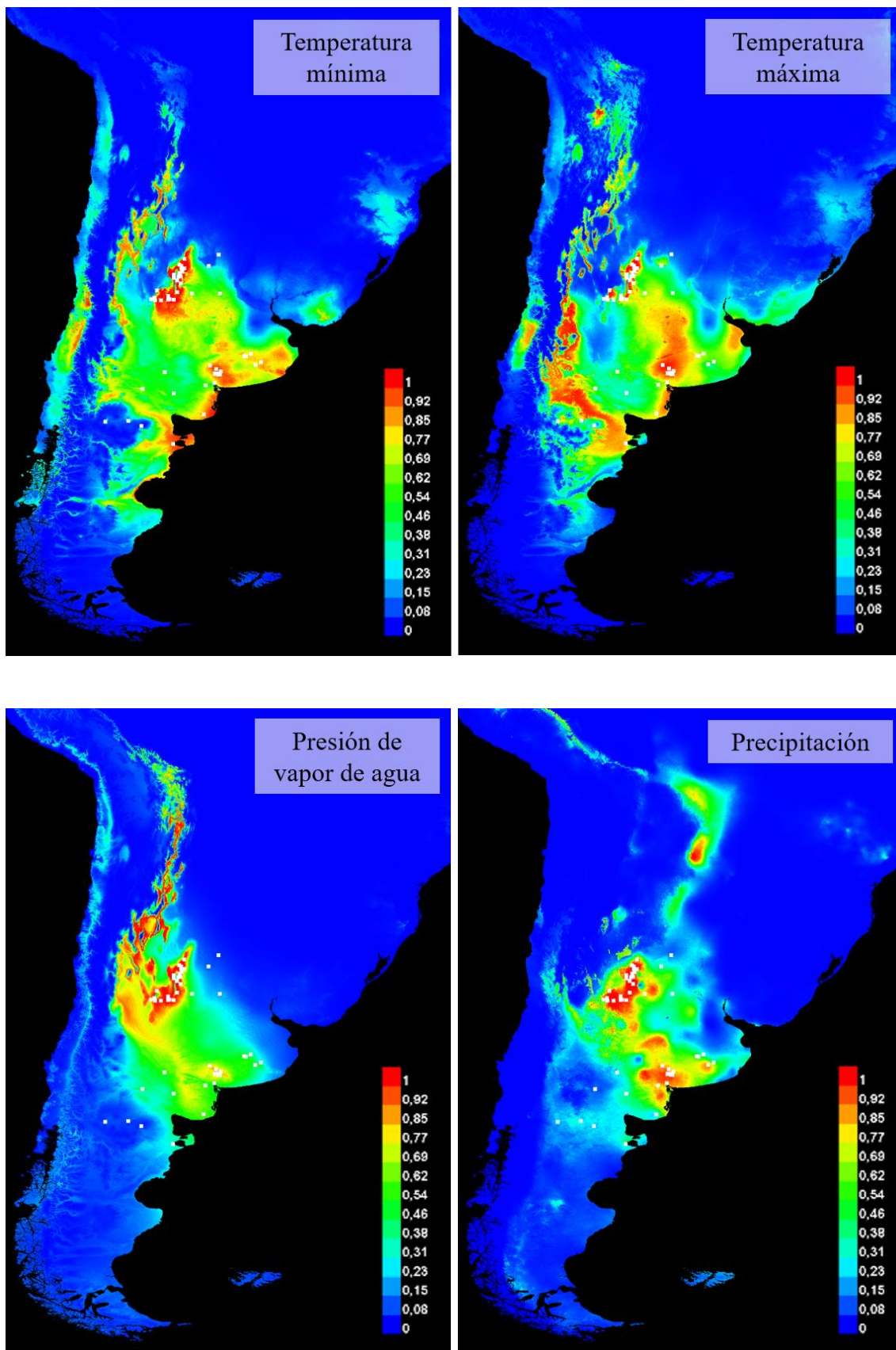


Figura 2. Análisis de Jackknife para las variables bioclimáticas utilizadas en el modelo. La barra gris claro representa la ganancia del modelo omitiendo la variable analizada. La barra negra indica el valor de la ganancia si el modelo utilizara dicha variable de forma aislada. La barra gris inferior representa la ganancia del modelo cuando se consideran todas las variables utilizadas. BIO5= temperatura máxima en el mes más cálido; BIO8= temperatura media durante el trimestre más húmedo; BIO10= temperatura media durante el trimestre más cálido; BIO13= precipitación durante el mes más húmedo; BIO15= estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación); BIO17=precipitación durante el trimestre más seco; BIO19= precipitación durante el trimestre más frío.

MODELO 2. Modelo con variables climáticas mensuales (G2)

Se llevaron a cabo y analizaron 6 modelos preliminares con los diferentes grupos de variables climáticas para determinar la importancia mensual dentro de cada grupo. Luego, se seleccionaron las variables más explicativas de cada modelo y para realizar un modelo general con dichas variables con el fin de analizar cómo influye el conjunto en la distribución de la especie. Los 6 modelos preliminares que incluyeron los valores mensuales de las diferentes variables (1 corresponde a enero y 12 a diciembre), fueron: temperatura mínima ($^{\circ}\text{C}$), temperatura máxima ($^{\circ}\text{C}$), precipitación (mm), radiación solar ($\text{KJ m}^{-2}\text{día}^{-1}$), velocidad del viento (ms^{-1}) y presión de vapor de agua (kPa). En la figura 3 se pueden observar los diferentes modelos de distribución preliminares generados a través de MaxEnt para cada conjunto de variables.



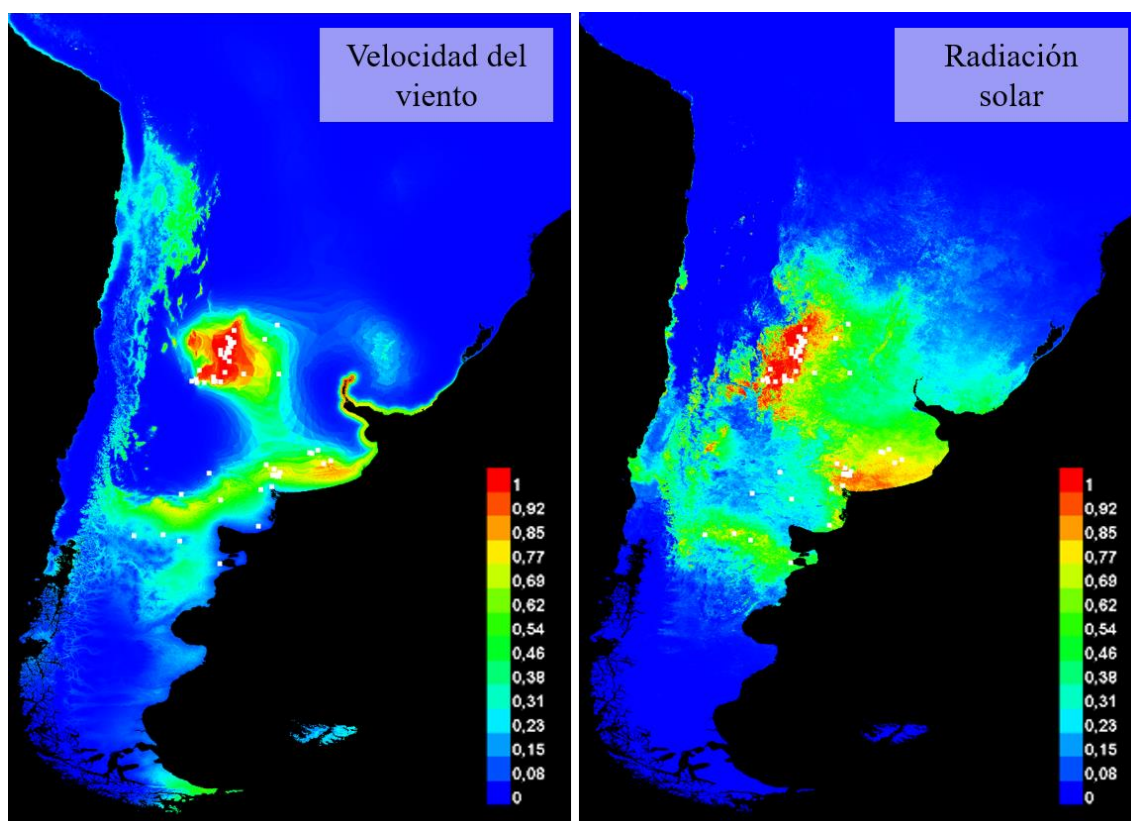


Figura 3. Proyecciones de la distribución potencial de *G. vachoni* obtenidas a través de MaxEnt, según los diferentes grupos de variables utilizadas.

Se seleccionaron un total de 28 variables consideradas las más explicativas de los modelos preliminares: temperatura mínima (meses 1, 2, 5, 6, 12), temperatura máxima (meses 3, 7, 8, 9, 11, 12), precipitación (meses 1, 2, 10), radiación solar (meses 1, 2, 11, 12), velocidad del viento (meses 1, 3, 10, 11, 12) y presión de vapor de agua (meses 2, 9, 10, 11). El modelo arrojó una ganancia de 2,658 y un valor de AUC=0,979, demostrando un buen nivel de ajuste con alta confiabilidad del comportamiento del modelo. Las variables velocidad del viento y radiación solar en el mes 12, y precipitación en el mes 10 fueron las que presentaron mayor porcentaje de contribución (Tabla 3). Con respecto al análisis de Jackknife, se observa que las variables que más aportan a la ganancia del modelo son la velocidad del viento en los meses 1 y 12, la presión de vapor de agua en el mes 10 y la temperatura mínima en el mes 6 (Figura 4). En cuanto al mapa de la distribución potencial actual de la especie, se observa una distribución más reducida y discontinua que con la obtenida con el Modelo 1, con una disminución comparada en las ocurrencias del extremo oeste del rango de distribución (Figura 5).

Tabla 3. Porcentaje de contribución de las variables utilizadas para realizar modelo de distribución de *G. vachoni*. Sólo se presentan aquellas variables con un porcentaje de contribución mayor a 1.

Variable	Mes	Porcentaje de contribución
Velocidad del viento	12	34,2
Radiación solar	12	16,5
Precipitación	10	13,8
Presión de vapor de agua	9	7
Precipitación	1	6,4
Presión de vapor de agua	2	6,1
Temperatura mínima	1	4,6
Radiación solar	11	4,5
Temperatura máxima	12	2,8
Radiación solar	1	1

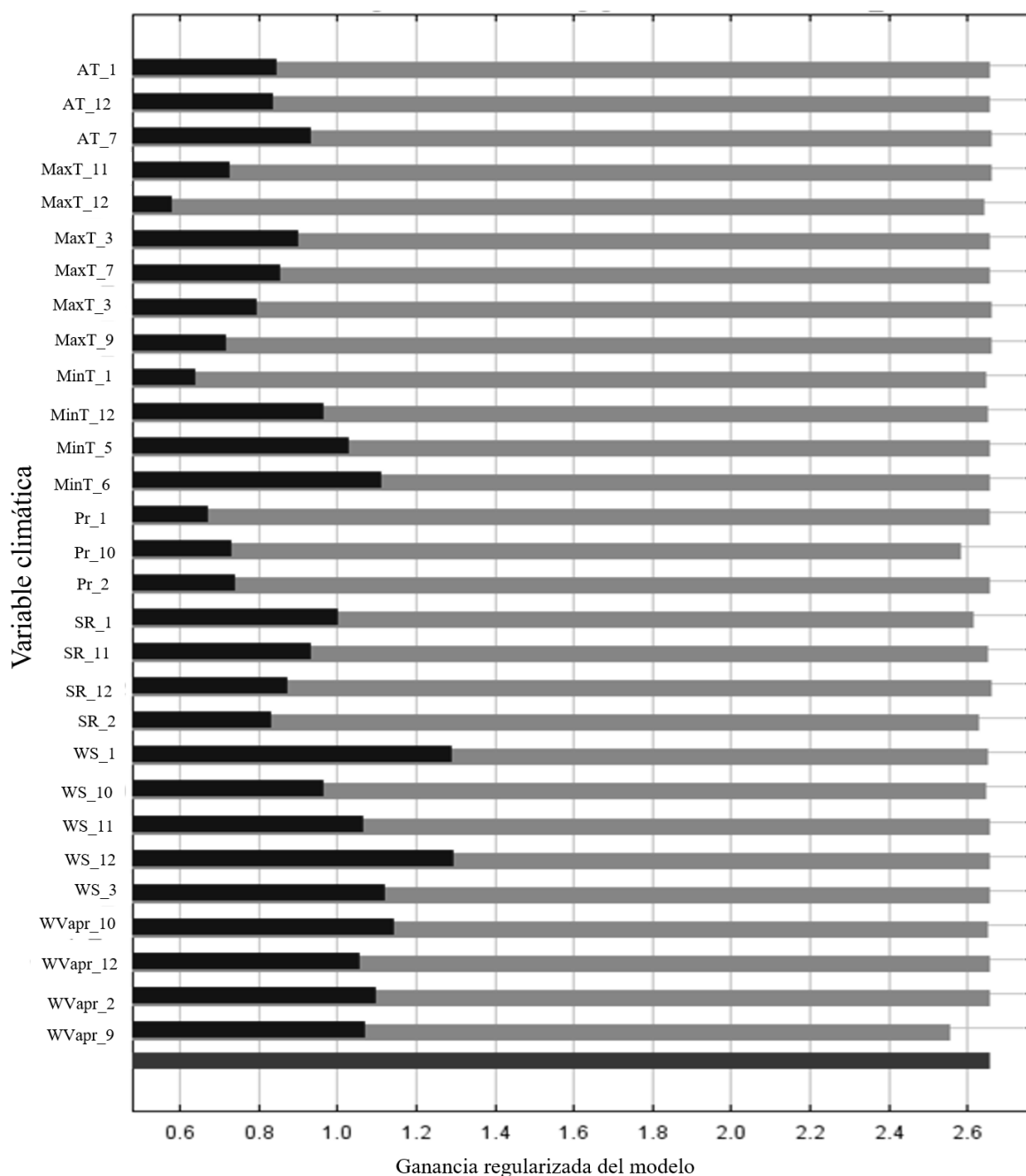


Figura 4. Análisis de Jackknife para las variables bioclimáticas utilizadas en el modelo. La barra gris claro representa la ganancia del modelo omitiendo la variable analizada. La barra negra indica el valor de la ganancia si el modelo utilizara dicha variable de forma aislada. La barra gris inferior representa la ganancia del modelo cuando se consideran todas las variables utilizadas. Las variables son las siguientes: AT (temperatura media), MaxT (temperatura máxima), MinT (temperatura mínima), Pr (precipitación), SR (radiación solar), WS (velocidad del viento) y WVapr (presión de vapor de agua). El número que sigue a la variable luego del guión corresponde al mes.

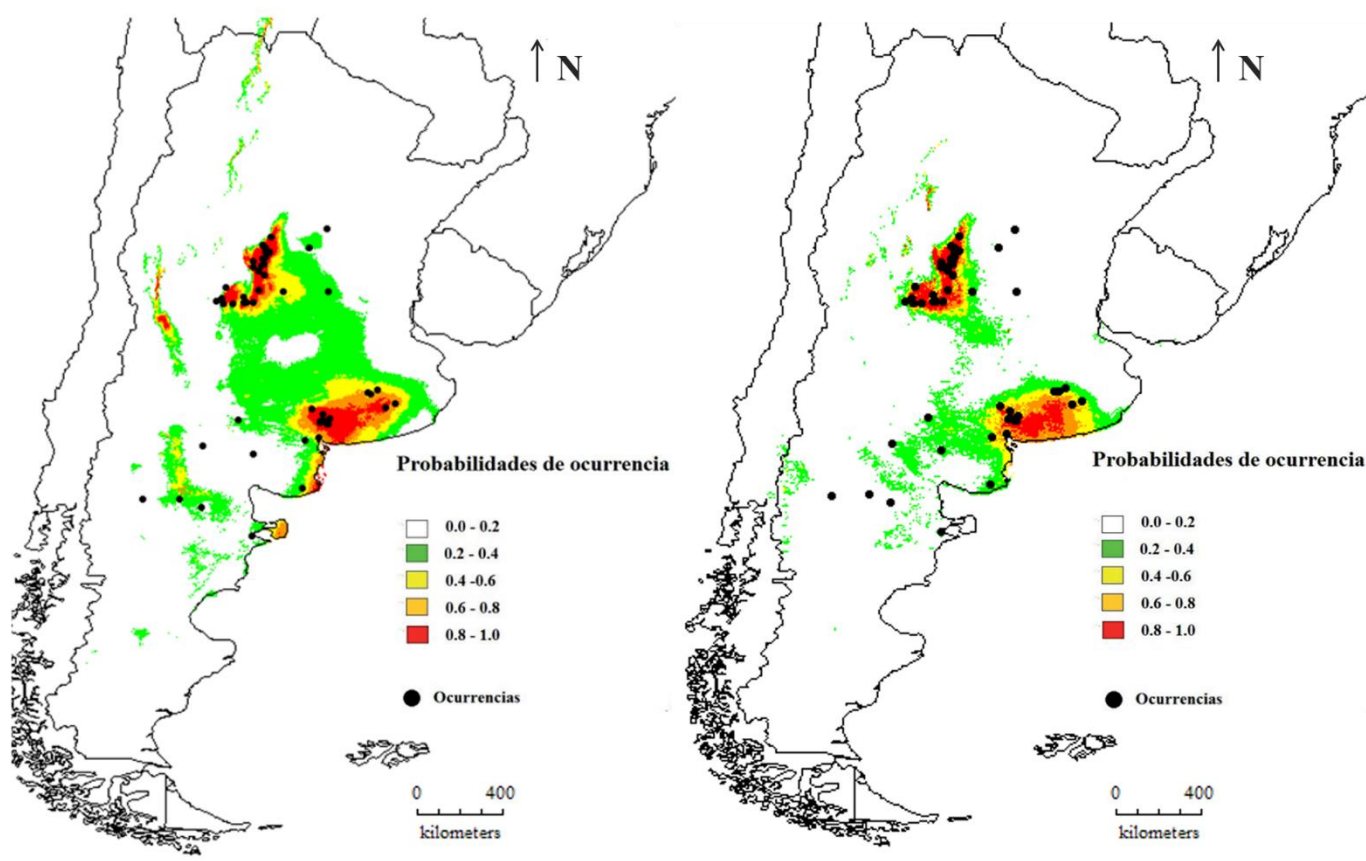


Figura 5. Modelo 1 (G1, variables bioclimáticas) y Modelo 2 (G2, variables climáticas mensuales) de generado a partir de MaxEnt para la distribución potencial de *G. vachoni*. Valores de probabilidad más altos indican las áreas más adecuadas para el establecimiento de la especie.

3.2. Modelo de distribución potencial (G1) con proyección de variables climáticas futuras

Se observó que la distribución potencial de *G. vachoni* es afectada negativamente por el cambio climático global, en diferente grado según el escenario de emisión de gases utilizado (Figuras 6, 7, 8 y 9). Para el año 2050 se proyecta una reducción en la distribución y un ligero desplazamiento de las áreas con mayor y media idoneidad hacia el extremo oeste del rango de distribución. Mientras que se evidencia una distribución más fragmentada en la región central del país, con ambientes intermedios de baja probabilidad de ocurrencia, en la región sur se muestra una nueva zona con probabilidades altas e intermedias de ocurrencia de la especie. Respecto a las proyecciones realizadas

para el año 2070, se observa como denominador común una interrupción en las zonas de probabilidad media de ocurrencia, reemplazadas por zonas con hábitats no idóneos para la permanencia de la especie. Además, las áreas adecuadas para el desarrollo de la especie se transforman en áreas más pequeñas, lo que se traduce en un mayor aislamiento poblacional. El escenario RCP 8.5 resultó pésimo y evidencia que los hábitats adecuados sólo perduran en pequeños remanentes aislados.

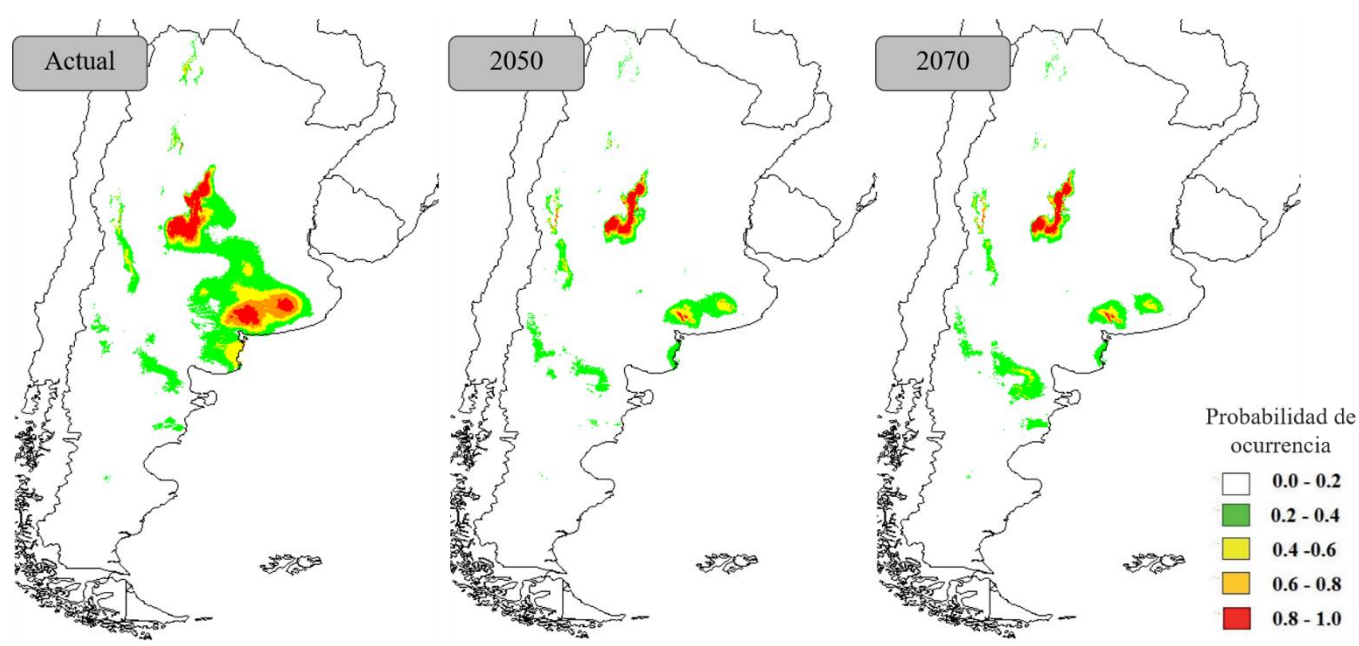


Figura 6. Distribución potencial actual y futura de *G. vachoni* con escenario positivo de cambio climático, RCP2.6. Valores de probabilidad más altos (color rojo) indican las áreas más adecuadas para el establecimiento de la especie.

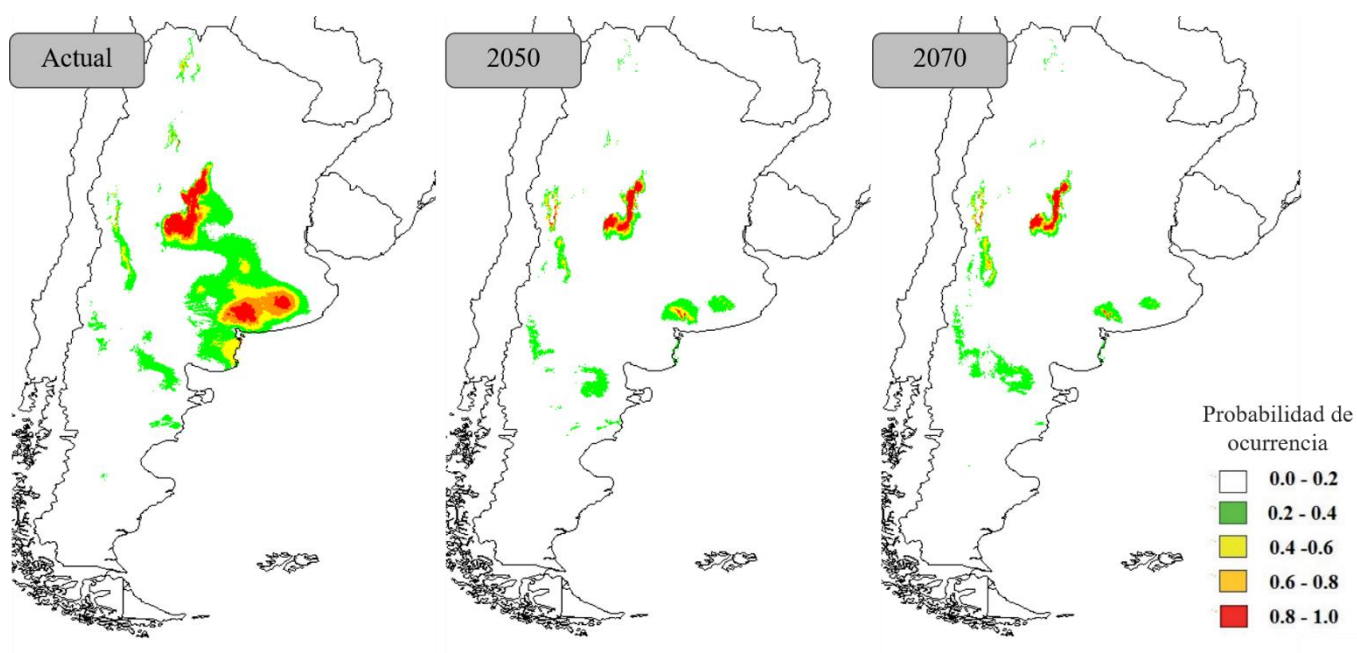


Figura 7. Distribución potencial actual y futura de *G. vachoni* con escenario de cambio climático moderado, RCP4.5. Valores de probabilidad más altos (color rojo) indican las áreas más adecuadas para el establecimiento de la especie.

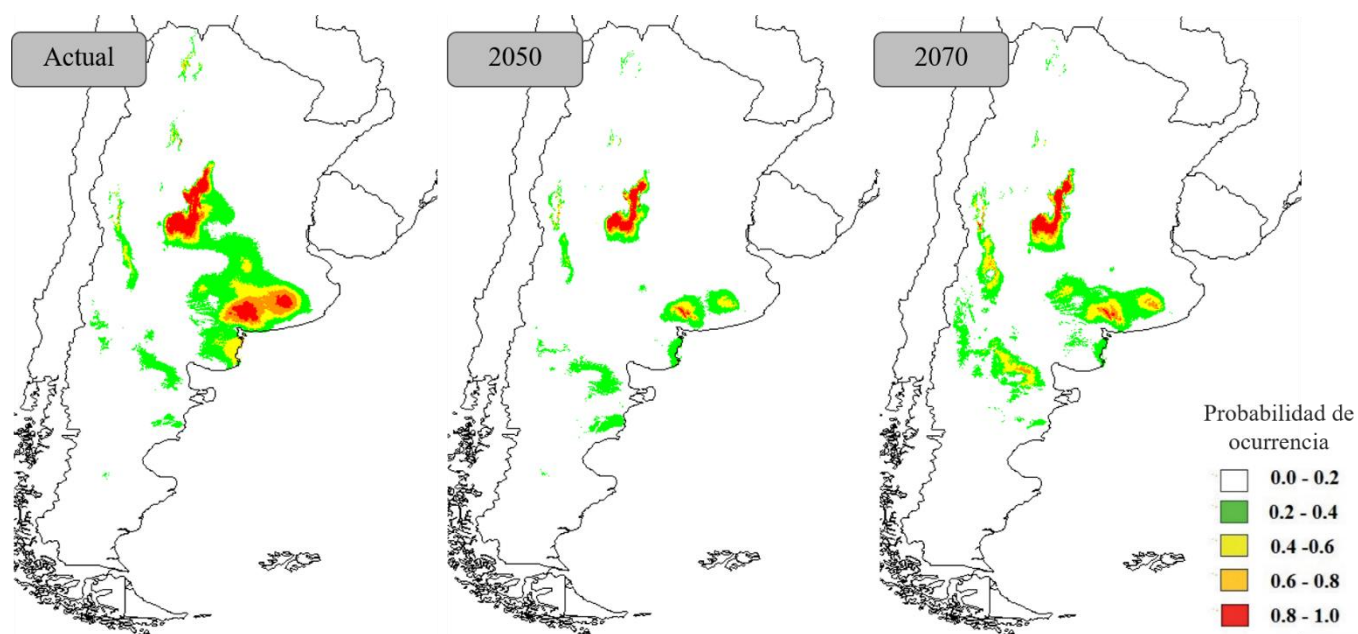


Figura 8. Distribución potencial actual y futura de *G. vachoni* con escenario de cambio climático moderado, RCP6.0. Valores de probabilidad más altos (color rojo) indican las áreas más adecuadas para el establecimiento de la especie.

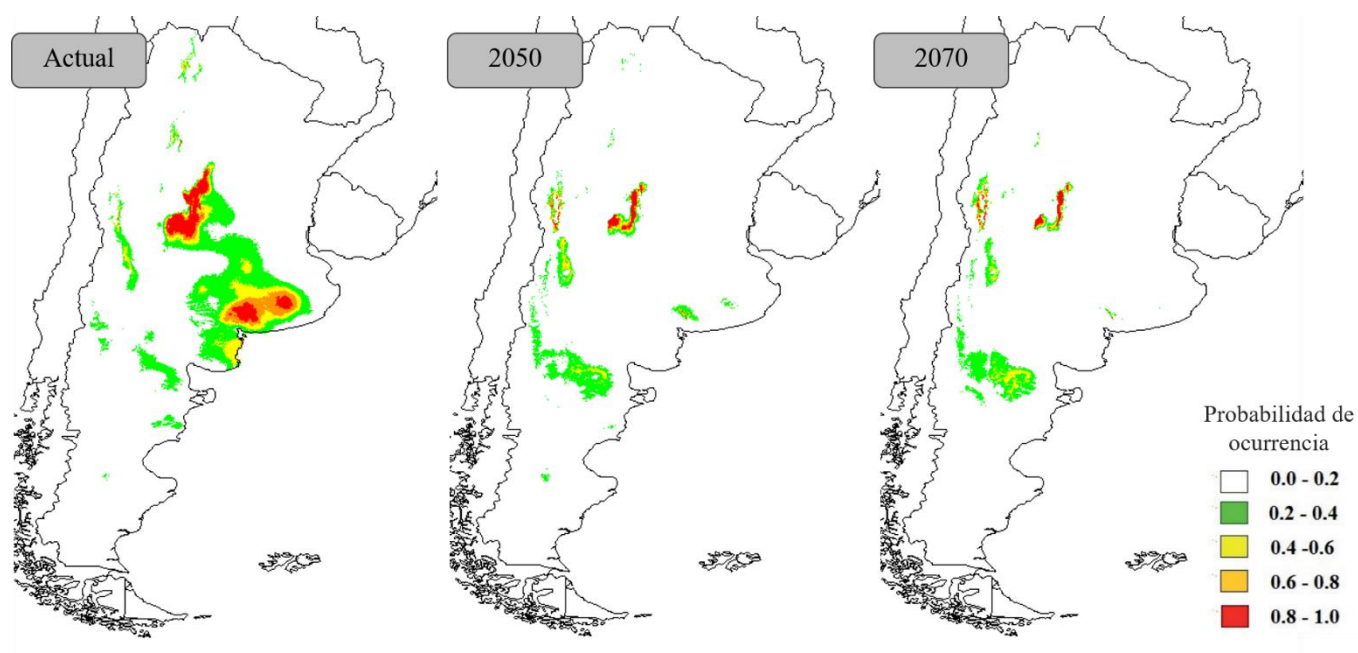


Figura 9. Distribución potencial actual y futura de *G. vachoni* con el peor escenario de cambio pésimo, RCP8.5. Valores de probabilidad más altos (color rojo) indican las áreas más adecuadas para el establecimiento de la especie.

4. Discusión

Los resultados mostraron que todos los modelos utilizados explicaron un patrón no aleatorio en la distribución geográfica de *G. vachoni*. Los modelos de predicción fueron soportados por altos valores de ganancia y de AUC, es decir, presentaron gran fiabilidad y un poder predictivo muy bueno (Swets 1988, Elith 2002). Además, los valores estadísticos de la ganancia no fueron menores a 1,9 lo que determina que los modelos son óptimos para predecir la distribución de la especie (Barredo 2016).

Los modelos realizados para condiciones climáticas actuales mostraron diferencias en su poder predictivo. Los 2 modelos presentaron altos valores de AUC, pero el Modelo 2 realizado con las variables climáticas mensuales, mostró ser más representativo de la distribución de *G. vachoni*. Las variables más explicativas se caracterizaron por representar a los meses de septiembre, octubre, noviembre, diciembre, enero y febrero, coincidiendo con los meses de mayor actividad de la especie (Ferretti et al. 2012, Schwerdt et al. 2018). Esto sugiere que la distribución de la especie se encuentra limitada por las condiciones climáticas durante la temporada reproductiva y de actividad. Debido a los requerimientos ambientales de la especie, la distribución actual y potencial de *G. vachoni* es restringida, presentando sectores con mayor idoneidad para la ocupación de la especie y otros con bajos valores de probabilidad de ocurrencia. La distribución discontinua en la mayor parte del rango potencial indica que ciertos factores del ambiente establecen una restricción importante en la distribución geográfica.

De acuerdo con la primera hipótesis, se halló que las variables relacionadas con la temperatura constituyen los factores limitantes más importantes. Analizando la contribución de las variables a los modelos, según el Modelo 1 la temperatura media durante el trimestre más húmedo y durante el trimestre más cálido resultaron claramente las variables más importantes. Esto coincide con lo reportado en otros estudios realizados en Argentina, donde se sugiere que la temperatura es una de las variables más determinantes en el rango de distribución de los arácnidos (Acosta 2008, Rubio y Acosta 2011). En los sitios donde se encuentra la especie, el período más húmedo corresponde a los meses de verano, por lo que ambas variables están vinculadas con los meses de mayor temperatura (Aliaga et al. 2016), y de mayor actividad de *G. vachoni*. Las temperaturas durante el período de reproducción y mayor actividad de la especie son las variables que mejor explicarían la distribución. El hecho que las temperaturas extremas influyan en el

comportamiento y distribución de la especie tiene relevancia desde el punto de vista ecológico de los requerimientos de la especie, y para su conservación. Respecto al Modelo 2, se encontró que las variables velocidad del viento y la radiación solar durante diciembre y la precipitación durante octubre fueron las que presentaron mayor porcentaje de contribución. Coincidiendo con lo obtenido en el modelo anterior, se evidencia la importancia del clima durante el período de actividad de la especie. Durante dicho período, los machos se vuelven errantes y caminan con el objetivo de encontrar pareja para reproducirse (Ferretti et al. 2012, Schwerdt et al. 2018). Es de esperar que tanto la velocidad del viento como la radiación solar, afecten negativamente este proceso, dificultando el desplazamiento de los machos y por lo tanto el encuentro para la cópula. Al igual que lo reportado por Costa y Pérez-Miles (2005) para las tarántulas *Eupalaestrus weijenberghi* y *Acanthoscurria suina*, durante la temporada reproductiva los machos de *G. vachoni* se desplazan durante las primeras horas de sol en días nublados, y con viento leve o sin viento. Esta conducta reproductiva de los machos, sumada a la actividad nocturna que presentan los juveniles y las hembras de *G. vachoni* (capítulo 4 de esta Tesis) podrían formar parte de una estrategia que les permita evitar las altas radiaciones solares diarias que ocurren durante el período de mayor actividad de la especie, durante finales de primavera y los meses de verano.

Estudios anteriores referidos al calentamiento global concluyen que el rango de distribución de las especies puede sufrir una expansión, cambio o contracción (Jiang et al. 2016). En el caso de *G. vachoni*, como se planteó en la segunda y tercera hipótesis del presente capítulo se observó que, en todos los escenarios analizados, la distribución de la especie se vería afectada de forma negativa por el calentamiento. Esto genera que, por ejemplo, considerando el peor escenario para el año 2070 la especie se encuentre reducida a pequeños parches poblacionales aislados. Además debido a la dispersión limitada que la caracteriza, el intercambio genético entre las poblaciones sería escaso o nulo. Otros factores antropogénicos como el avance de la ganadería y de la agricultura en el centro de Argentina, restringen aún más la disponibilidad del hábitat necesario para la persistencia de la especie. Considerando que actualmente *G. vachoni* se encuentra en estado vulnerable, estos factores limitarían aún más su persistencia. Sin embargo, recientemente se encontró que para otras especies de migalomorfas el cambio climático actúa positivamente, ampliando las áreas idóneas para su ocurrencia (Ferretti et al. 2018).

Gran parte de los datos de presencias utilizados en este trabajo, corresponden a coordenadas tomadas *in situ*, por lo que son presencias fiables. Las predicciones calibradas con datos sesgados y basadas en modelos complejos, como MaxEnt, son proclives a sobreestimar el área potencialmente habitable por las especies cuando se usa el umbral de corte con valor mínimo en una presencia. Es por esto que se seleccionó el umbral de corte que maximiza los aciertos (*maximun training sensitivity plus specificity*). Según Varela et al. (2014), este umbral produce resultados más ajustados. La selección de estos parámetros para generar mapas binarios a partir de modelos continuos representa una etapa clave de la modelización porque los resultados pueden ser muy diferentes en función del método utilizado (Liu et al. 2005, Aranda y Lobo 2010).

Según Mateo et al. (2011), la “probabilidad de presencia” es una interpretación abusiva de la medida de similitud ambiental y debería ser interpretada como un valor de idoneidad para el desarrollo de la especie. Es posible que el modelo delimite zonas potenciales muy alejadas geográficamente de las actuales donde la probabilidad de encontrar la especie no es a priori alta, aunque potencialmente las condiciones ambientales fueran favorables. Por ello, a pesar que los modelos de distribución de especies son herramientas muy útiles y que permiten obtener resultados potencialmente aplicables, la interpretación de los mapas debe considerar las siguientes limitaciones:

- ☛ Los modelos asumen que la población está en equilibrio o pseudoequilibrio con las condiciones ambientales, lo que supone que la distribución de la especie es estable en el tiempo y en el espacio, algo que normalmente se desconoce (Mateo et al. 2011).
- ☛ No se toman en consideración factores complejos como las relaciones u interacciones bióticas que influyen en gran medida en la distribución de las especies. Lo mismo sucede con otras interacciones como la herbivoría, depredación, parasitismo, simbiosis o mutualismo (Mateo et al. 2011). El desconocimiento casi universal sobre las dinámicas de las interacciones a nivel de especies individuales ha hecho que se ignore por completo a la hora de generar SDM.
- ☛ Ausencia de la componente espacial y temporal en el proceso.
- ☛ Dificultad de hacer modelos fiables para especies generalistas.

A pesar de estas limitaciones, los modelos de distribución son herramientas actuales muy utilizadas para el estudio de la distribución de las especies y de los efectos del cambio climático sobre las mismas.

Argentina es uno de los países donde los avances en el plano de la conservación no han sido absorbidos por la política (Nori et al. 2017). En consecuencia, las regiones menos productivas del país, como la ecorregión de la Puna o los Andes, tienen un gran número de áreas protegidas, mientras que ecorregiones productivas tienen solo algunas áreas protegidas pequeñas, aisladas y con grandes problemas de gestión (IUCN & UNEP 2015, Nori et al. 2016). Como consecuencia, se sugiere trabajar con el foco sobre las especies particulares amenazadas, pero también sobre las áreas que se proyectan como disponibles e idóneas para su desarrollo.

CAPÍTULO VI

Consideraciones finales y sus implicancias
en la conservación de *Grammostola*
vachoni

1. Síntesis y limitaciones de los resultados más relevantes

Las investigaciones enmarcadas en la presente Tesis, permitieron la obtención de datos valiosos sobre el crecimiento, la biología y ecología de *G. vachoni* con énfasis en el Sistema de Ventania, ambiente característico y representativo del pastizal serrano del centro de Argentina.

El estudio de desarrollo evidenció un crecimiento alométrico de las espermatecas de las hembras inmaduras. Hasta el momento este supuesto sólo había sido mencionado en escasos trabajos, pero con la información obtenida en el Capítulo II de esta Tesis se respalda la teoría de crecimiento diferencial de los caracteres sexuales primarios en las tarántulas hembras. El crecimiento más acelerado de las espermatecas, respecto al tamaño corporal, es ventajoso ya que permite la obtención de espermatecas más grandes y con mayor almacenamiento de esperma, a lo que se agrega la capacidad de continuar mudando aún después de la muda de maduración. Sin embargo, es necesario continuar con el seguimiento de los individuos en el tiempo para determinar hasta qué momento del desarrollo se sostiene el crecimiento alométrico.

En el Capítulo III se analizaron las preferencias alimenticias de *G. vachoni*, y se encontró que como otras migalomorfas, la especie es generalista, aunque exhibe cierta preferencia hacia grillos y larvas. Esta preferencia podría estar determinada por la ganancia de masa obtenida a través de las presas. Las arañas migalomorfas pueden pasar largos períodos sin alimentarse y los resultados obtenidos confirman esta tolerancia en *G. vachoni*. Se observó una variación entre individuos tanto en la frecuencia de alimentación como en la ganancia energética, pero la escasa pérdida de masa durante el periodo de inanición fue similar para todos los individuos considerados. Para medir la eficacia de alimentación en las tarántulas dos parámetros resultaron igualmente útiles: la diferencia entre la masa de la araña antes y después del consumo y la diferencia entre la masa inicial de la presa y sus restos luego de la alimentación. Ciertas limitaciones como la cantidad de presas potenciales utilizadas podrían modificarse para estudios futuros. Asimismo, comparar la frecuencia de alimentación en individuos adultos y en diferente estado de nutrición podría aportar información valiosa.

Respecto a los parámetros térmicos que se describen en el Capítulo III, las diferencias entre los individuos aclimatados y a campo, aportan las bases necesarias para tener en

cuenta en futuros estudios. En tal sentido, resulta necesario diferenciar los individuos con diferente tiempo de aclimatación. El desarrollo de los individuos en la naturaleza aporta mayor amplitud y ductilidad en la preferencia de la temperatura. Contrariamente, los individuos que se desarrollaron en condiciones controladas de laboratorio mostraron una tendencia única y un rango más estricto de temperaturas preferidas. El rendimiento de la especie se ve condicionado por la temperatura. La permanencia en temperaturas cercanas al límite crítico térmico máximo afecta en gran medida al individuo, provocando espasmos y falta de locomoción; dicho estrés térmico si es sostenido en el tiempo puede producir la muerte de los individuos. Al igual que en los estudios tróficos, resultaría interesante incluir investigaciones con individuos adultos de diferentes poblaciones para determinar si existen diferencias en las preferencias que modifiquen su aclimatación dependiendo del sitio donde habitan. Este campo de la ecología térmica tiene fuertes aplicaciones en la interpretación de la influencia de los cambios climáticos sobre la especie.

Desde el punto de vista ecológico se logró describir las preferencias de microhábitat que constituyeron los ambientes seleccionados por la tarántula. La ocurrencia de la especie resultó condicionada por algunas de las perturbaciones presentes en el pastizal. Según los resultados que se presentan en el Capítulo IV, tanto la invasión de especies exóticas como la presencia de actividades turísticas afectan la presencia de *G. vachoni*, modificando la disponibilidad de los recursos necesarios para que la especie pueda persistir. Por ejemplo, se registró que en zonas con plantaciones de *Pinus* sp. disminuyen los refugios disponibles para la especie y probablemente también disminuye la abundancia de presas potenciales. En sectores donde se desarrollan actividades turísticas la cantidad de refugios potenciales disponibles fue elevada pero los individuos presentaron escasa abundancia. Contrariamente la presencia de ganado no afectó la ocurrencia de la especie, sino que la mayor heterogeneidad generada por las alteraciones promovería la presencia de *G. vachoni*. Entre los sitios con diferentes tipos de disturbios varió tanto la ocurrencia de la especie como así también la distribución de los individuos. En sectores disturbados la especie mostró una distribución agrupada en todas las escalas consideradas, mientras que en las áreas sin disturbios la distribución de los individuos fue al azar.

A lo largo del Capítulo IV se mencionaron numerosas amenazas a las que está sometida la tarántula *G. vachoni*, pero no se consideraron los incendios recurrentes del

pastizal. El fuego constituye un componente importante en los sistemas de pastizal y puede originarse de forma natural o antrópica. No obstante, el incendio descontrolado y accidental suele producirse sobre extensiones por lo general más grandes y produciendo grandes disturbios en los pastizales (Frangi et al. 1980). Para las Sierras de Córdoba, donde habita *G. vachoni*, se determinó que los incendios constituyen uno de los factores que inciden más profundamente sobre el ambiente, actuando con mayor intensidad sobre los componentes del sistema y sus relaciones (Verzino et al. 2005). Estudios previos realizados con artrópodos indican que el fuego puede afectar directa o indirectamente a los individuos y que el daño causado depende de la intensidad y el tiempo de permanencia del fuego (Pausas y Parr 2018). De forma indirecta, provoca una reducción en la cantidad de hábitats adecuados disponibles para las especies endémicas, además condiciona la abundancia y diversidad de presas potenciales que pueden ser consumidas por los individuos. Chitwood et al. (2017) sugieren que los invertebrados también pueden sufrir la mortalidad post-incendio, después de una “fase de *shock*” producido por la deshidratación o la inanición. De forma directa, puede verse afectado el metabolismo de los individuos hasta incluso provocar la muerte. Sin embargo, muchos artrópodos poseen adaptaciones que les permiten sobrevivir al fuego, e incluso hasta algunas especies se benefician de los cambios ecosistémicos asociados (Koltz et al. 2018). En muchos ecosistemas el fuego es un disturbio natural por lo que el papel de los procesos evolutivos en la configuración de las respuestas de los artrópodos al fuego es muy importante. Respecto a las arañas, algunos estudios proponen que pueden sobrevivir a los incendios debajo de piedras y que la riqueza específica no disminuye después de incendios en áreas abiertas (Neet 1996, Ghione et al. 2007). El riesgo de muerte aumenta si los arácnidos habitan en refugios de poca profundidad o con aberturas amplias al exterior; asimismo, los materiales incendiados cercanos a las cuevas que generen y retengan el calor por períodos más extensos también aumentan el riesgo de muerte de los individuos (Ghione et al. 2007). Probablemente *G. vachoni* presente cierta tolerancia a los regímenes de incendios en el pastizal, debido a que son componentes ecosistémicos que forman parte de este tipo de hábitat y han coexistido a lo largo de los años. Aún no se han realizado estudios para determinar el efecto real de los incendios sobre *G. vachoni* y otras migalomorfas que habitan en los pastizales serranos, por lo que resultaría importante desarrollar investigaciones sobre este aspecto.

Los Modelos de Distribución de Especies desarrollados en el Capítulo V permitieron analizar proyecciones de los diferentes escenarios climáticos para discutir cómo el cambio climático global afectaría la distribución de *G. vachoni*. Utilizando los peores escenarios se observa que para el año 2070 disminuiría drásticamente la cantidad de hábitats adecuados para la especie y hasta se encontrarían inhabitadas las zonas serranas de la provincia de Buenos Aires. Sin embargo, como se discutió lo largo del Capítulo V, estas proyecciones son realizadas sólo con datos de ocurrencia de la especie y con variables bioclimáticas estipuladas, por lo que la información obtenida debe ser interpretada con prudencia. Algunas de las falencias metodológicas que presentan los modelos incluyen la suposición de poblaciones equilibradas y sin interacciones bióticas. De todos modos, teniendo en cuenta el grado de amenaza que presenta *G. vachoni*, las proyecciones de su distribución son muy útiles. Sería interesante poder agregar nuevos parámetros a los ya considerados en los modelos de esta Tesis, que permitan complementar las proyecciones con más información, por ejemplo, presencia de predadores, heterogeneidad del hábitat y diferentes tipos de disturbio entre otros.

2. Aplicaciones y conservación

El estudio de cómo influye el clima, la disponibilidad de presas y refugios, las preferencias alimentarias y térmicas en la distribución de la especie, es primordial ya que permite una aproximación al nicho ecológico de la especie. En la presente Tesis se analizan muchas de las condiciones que limitan la distribución de *G. vachoni*. Es necesario el estudio de otros factores para mejorar el conocimiento del nicho ecológico de la especie. La fragmentación a la que están sometidos los pastizales del centro de Argentina probablemente condicionan tanto la ocurrencia y persistencia de *G. vachoni*, como así también la de otras especies de animales que presentan mecanismos de dispersión limitados. La fragmentación de hábitat reduce la capacidad de las especies de incrementar el tamaño poblacional, restringe el flujo de genes a través de la limitación de los movimientos de los individuos y hace que la población resulte más susceptible a otros disturbios. Para complementar los estudios realizados durante esta Tesis, sería interesante establecer el grado de fragmentación entre las poblaciones del Sistema de Ventania y determinar la migración entre parches de juveniles y de machos adultos durante las temporadas reproductivas.

Las tarántulas se encuentran en el vértice de la pirámide alimenticia, por lo que su presencia indica la ocurrencia de otros invertebrados. Es uno de los motivos por los que son buenas indicadoras del balance general de la comunidad y pueden ser utilizadas para evaluar el estado de otros invertebrados de la comunidad (Main 1987). Según Siddig et al. (2016) existe una vía para determinar el monitoreo de los ambientes o de las especies indicadoras (Figura 1); en esta Tesis se obtuvieron, analizaron y expusieron los parámetros que permiten considerar a *G. vachoni* como una especie bioindicadora de la calidad del ambiente de pastizal (Figura 1).

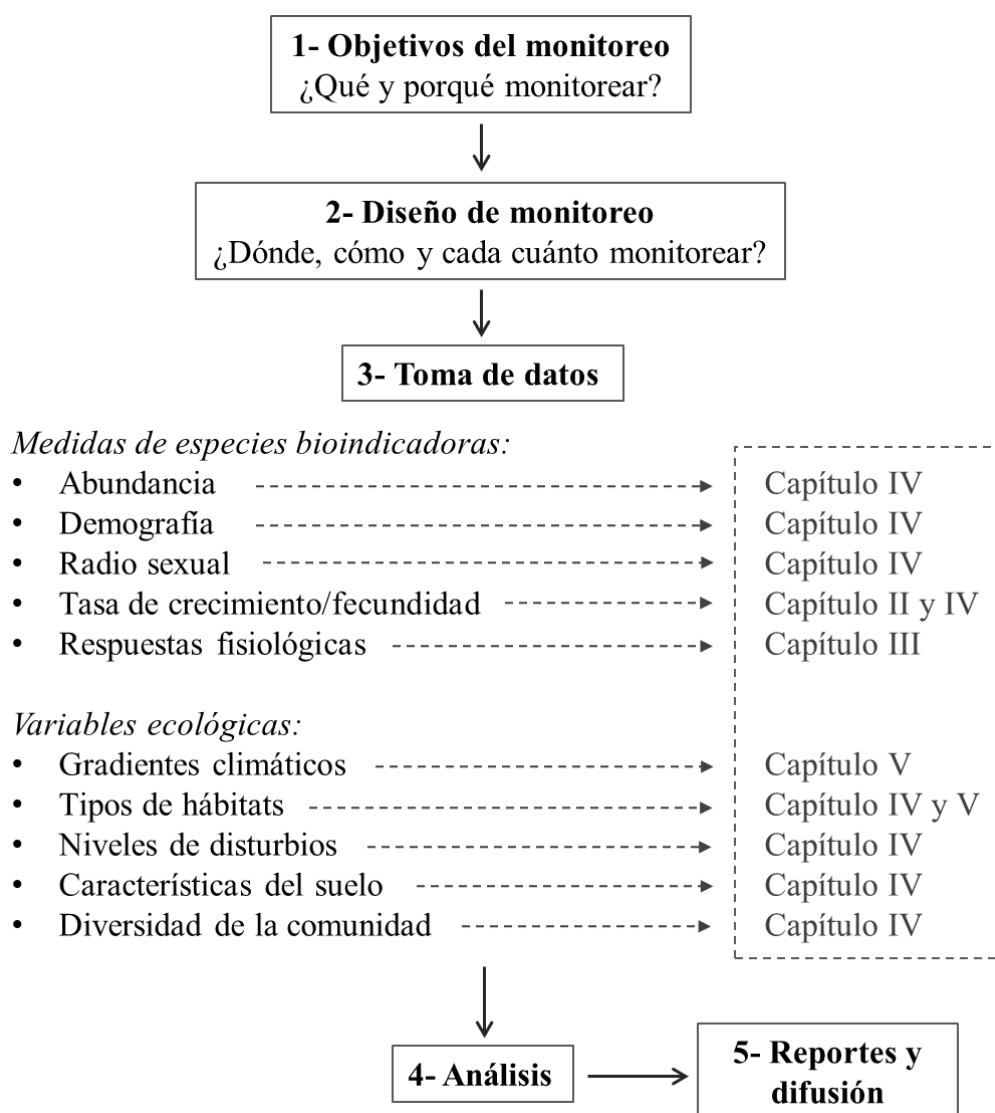


Figura 1. Procesos necesarios para monitoreo y determinación de especies bioindicadoras. Extraído y modificado de Siddig et al. (2016). En el cuadro de líneas punteadas se detalla cada Capítulo donde se analiza la medida y/o variable correspondiente.

Las acciones de conservación llevadas a cabo para proteger el pastizal serrano contribuyen además con la preservación de *G. vachoni*, de la biodiversidad en esas áreas y con la protección contra una mayor degradación. Esta tesis aporta información que puede aplicarse como herramienta para la re-categorización de la especie en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) y para diseñar acciones de conservación en la región de pastizales centrales de Argentina.

De un total de 1380 especies descritas pertenecientes a la familia Theraphosidae (World Spider Catalog 2018) sólo 19 se encuentran categorizadas actualmente en la Lista Roja (UICN, Versión 2018-1) (Tabla 1), siendo *G. vachoni* la única especie de América del Sur.

Tabla 1. Especies categorizadas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza pertenecientes a la familia Theraphosidae. La estructura de las categorías incluye: *No Evaluado*, *Datos Insuficientes*; con orden creciente de riesgo de extinción: *Preocupación Menor*, *Casi Amenazado*, *Vulnerable*, *En Peligro*, *En Peligro Crítico*, *Extinto en Estado Silvestre*, *Extinto*.

Especie	País	Categoría	Año de publicación
<i>Brachypelma smithi</i>	México	Preocupación menor/Casi amenazada	1996
<i>Chilobrachys fimbriatus</i>	India	Preocupación menor	2008
<i>Chilobrachys hardwicki</i>	India	Preocupación menor	2008
<i>Grammostola vachoni</i>	Argentina	Vulnerable	2012
<i>Haploclostus kayi</i>	India	En peligro	2008
<i>Nesiergus gardineri</i>	Seychelles	En peligro crítico	2014
<i>Nesiergus halophilus</i>	Seychelles	En peligro crítico	2014
<i>Nesiergus insulanus</i>	Seychelles	Vulnerable	2014
<i>Poecilotheria formosa</i>	India	En peligro	2008
<i>Poecilotheria hanumavilasumica</i>	India	En peligro crítico	2008
<i>Poecilotheria metallica</i>	India	En peligro crítico	2008

<i>Poecilotheria miranda</i>	India	En peligro	2008
<i>Poecilotheria nallamalaiensis</i>	India	Datos insuficientes	2008
<i>Poecilotheria regalis</i>	India	Preocupación menor	2008
<i>Poecilotheria rufilata</i>	India	En peligro	2008
<i>Poecilotheria striata</i>	India	Vulnerable	2008
<i>Poecilotheria tigrinawesseli</i>	India	Datos insuficientes	2008
<i>Thrigmopoeus insignis</i>	India	Vulnerable	2008
<i>Thrigmopoeus truculentus</i>	India	Casi amenazado	2008

La categoría Vulnerable, según la UICN, incluye a aquellos taxones que están enfrentando un riesgo de extinción alto en estado de vida silvestre. Puntualmente *G. vachoni* ha sido categorizada por mediante los siguientes criterios y subcriterios: **B2ab(i, ii, iii, v)** (Ferretti y Pompozzi 2012). Donde **B** se refiere a la distribución geográfica según la extensión de presencia de la especie, su área de ocupación o ambas. La combinación **B2** indica un área de ocupación estimada menor a 2000 km². Siendo **(a)** severamente fragmentada o con menos de 10 localidades conocidas y **(b)** con una disminución continua en: la extensión de presencia **(i)**, el área de ocupación **(ii)**, en la extensión y/o calidad del hábitat **(iii)** y en el número de individuos maduros **(v)**.

Con la información obtenida en la presente Tesis se pueden re-analizar los cinco criterios utilizados para evaluar la pertenencia de *G. vachoni* a una de las categorías de amenaza de la Lista Roja de la UICN (información disponible en <http://www.iucnredlist.org>). Se propone la utilización de los siguientes criterios y subcriterios:

- ✱ **A3c**, donde se plantea una reducción del tamaño de la población que se proyecta, se infiere o se sospecha será alcanzada en el futuro (hasta un máximo de 100 años) **(c)** con una reducción del área de ocupación, extensión de presencia y/o calidad del hábitat mayor o igual al 50%.
- ✱ **C2a(i)**, donde se plantea una disminución continua observada, estimada, proyectada o inferida del **(a, i)** el número de individuos maduros en cada subpoblación menor o igual a 250.

Con ambas propuestas se re categoriza la especie en la categoría **En Peligro [EN A3c; C2(i)]**, lo que implica que la especie enfrenta un riesgo de extinción muy alto en estado de vida silvestre. Según la UICN (2012) el cambio a las categorías de mayor riesgo debería hacerse en forma inmediata por lo que uno de los propósitos en breve será realizar el cambio formal de categoría.

La acelerada disminución de la abundancia y la extinción de muchas especies hizo que la conservación de la naturaleza y de las especies en particular, formen parte de los problemas actuales de importancia mundial (Thomas et al. 2004). La toma de conciencia general de cómo reducir el impacto sobre los ecosistemas y las especies es urgente. Ya sea en nuestras actividades diarias como en la toma de decisiones de gobiernos, empresas u organismos de gran alcance, es necesaria la proyección de las actividades en un contexto de sustentabilidad ecosistémica.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta LE. 2008. Distribution of *Geraecormobius sylvarum* (Opiliones, Gonyleptidae): Range modeling based on bioclimatic variables. *The Journal of Arachnology*, 36: 574-582.
- Aisen S, Werenkraut V, Márquez ME, Ramírez MJ y Ruggiero A. 2017. Environmental heterogeneity, not distance, structures montane epigaeic spider assemblages in north-western Patagonia (Argentina). *Journal of Insect Conservation*, 21(5-6): 951-962.
- Alexander RD, Marshall DC y Cooley JR. 1997. Evolutionary perspectives on insect mating in *The evolution of mating systems in insects and arachnids*. J. C. Choe y B. J. Crespie, eds. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 4-31
- Alfaro C, Figueroa-Pérez D, Torres-Contrera H, Veloso C, Venegas F, Canals L y Canals M. 2013. Effect of thermal acclimation on preferred temperatures in two mygalomorph spiders inhabiting contrasting habitats. *Physiology Entomology*, 38(1): 20-25.
- Aliaga VS, Ferrelli F, Alberdi-Algañaraz ED, Bohn VY y Piccolo MC. 2016. Distribución y variabilidad de la precipitación en la Región Pampeana, Argentina. *Cuadernos de investigación geográfica*, 42 (1), doi: 10.18172/cig.2867.
- Álvarez L, Perafán C, y Pérez-Miles F. 2016. At what time, for what distance, and for how long does the tarantula *Eupalaestrus weijenberghi* (Araneae, Theraphosidae) leave its burrow during the mating season?. *Arachnology*, 17(3): 152-154.
- Anderson JF. 1970. Metabolic rates of spiders. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 33: 51-72.
- Anderson S. 1994. Area and endemism. *The Quarterly Review of Biology*, 69: 451-471
- Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Anderson BJ, Akcakaya HR, Araújo MB, Fordham DA, Martínez-Meyer E, Thuiller W y Brook BW. 2009. Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proceeding of the Royal Society B*, 276: 1415-1420.
- Angilletta MJ, Niewiarowski PH y Navas CA. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27(4): 249-268.
- Angilletta MJ. 2009. Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press.

Aranda SC y Lobo JM. 2010. How well does presence-only-based species distribution modelling predict assemblage diversity? A case study of the tenerife flora. *Ecography*, 34: 31-38.

Araújo MB y Rahbek C. 2006. How Does Climate Change Affect Biodiversity? *Science*, 313: 1396-1397

Argañaraz CI y Gleiser RM. 2017. Does urbanization have positive or negative effects on Crab spider (Araneae: Thomisidae) diversity?. *Zoologia (Curitiba)*, 34.

Arribas P, Abellán P, Velasco J, Bilton DT, Lobo JM, Millán A y Sánchez-Fernández D. 2012. La vulnerabilidad de las especies frente al cambio climático, un reto urgente para la conservación de la biodiversidad. *Ecosistemas*, 21(3):79-84.

Avalos G, Rubio GD, Bar ME y González A. 2007. Arañas (Arachnida: Araneae) asociadas a dos bosques degradados del Chaco húmedo en Corrientes, Argentina. *International Journal of Tropical Biology*, 55(3-4): 899-909.

Baerg WL. 1958. The Tarantula. Univ. Of Kansas Press, Lawrence.

Barriga JC, Lassaletta L, Moreno AG. 2010. Ground-living spider assemblages from Mediterranean habitats under different management conditions. *Journal of Arachnology*, 38: 258–269.

Barton PS, Evans MJ, Foster CN, Cunningham SA, Manning AD. 2017. Environmental and spatial drivers of spider diversity at contrasting microhabitats. *Austral Ecology*, doi:10.1111/aec.12488.

Bauwens D, Garland T, Castilla AM, Van Damme R. 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution*, 49(5): 848-863.

Beltramo J, Bertolaccini I, González A. 2006. Spiders of soybean crops in Santa Fe province, Argentina: influence of surrounding spontaneous vegetation on lot colonization. *Brazilian Journal of Biology*, 66(3): 891-898.

Bennett AB y Gratton C. 2013. Floral diversity increases beneficial arthropod richness and decreases variability in arthropod community composition. *Ecological Applications*, 23:86-95.

Bertani R y da Silva PI. 2002. The first mygalomorph spider without spermathecae: *Sickius longibulbi*, with a revalidation of *Sickius* (Araneae, Theraphosidae, Ischnocolinae). *Journal of Arachnology*, 30(3), 519-526.

Bidegaray-Batista L, Arnedo M, Carlozzi A, Jorge C, Pliscoff P, Postiglioni R, y Aisenberg A. 2017. Dispersal strategies, genetic diversity, and distribution of two wolf

spiders (Araneae, Lycosidae): potential bio-indicators of ecosystem health of coastal dune habitats of South America. *Behaviour and Ecology of Spiders*, 109-135.

Bilenca D y Miñaro F. 2004. Identificación de Áreas Valiosas Pastizal (avps) en las Pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.

Blasco FA. 1986. Les spermatheques des Nemesia (Araneae, Ctenizidae); valeur taxonomique de cecaractere. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, 8: 343-350.

Bouyer J, Sana Y, Samandoulgou Y, Cesar J, Guerrini L, Kabore-Zoungrana C y Dulieu D. 2007. Identification of ecological indicators for monitoring ecosystem health in the trans-boundary regional park: a pilot study. *Biological Conservation*, 138: 73–88.

Bradley RA. 1993. The influence of prey availability and habitat on activity patterns and abundance of *Argiope keyserlingi* (Araneae: Araneidae). *Journal of Arachnology*, 21: 91–106.

Breed MD y Moore J. 2015. Animal behavior. Academic Press, San Diego

Brook BW, Sodhi NS y Bradshaw CJ. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 23:453-460.

Brown Jr, KS. 1996. The use of insects in the study, inventory, conservation and monitoring of biological diversity in the Neotropics, in relation to land use models. In: Decline and Conservation of Butterflies in Japan. Hirowatari SA, Ishii T & Brower M, eds.

Burkart SE, Leon RJ y Movia CP. 1990. Inventario fitosociológico del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. De Buenos Aires) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana*, 30: 27-69.

Cai HJ, You MS, Lin C. 2010. Effects of intercropping systems on community composition and diversity of predatory arthropods in vegetable fields. *Acta Ecologica Sinica*, 30(4): 190-195.

Cagnolo L, Molina SE y Valladares GR. 2002. Diversity and guild structure of insect assemblages under grazing and exclusion regimes in a montane grassland from central Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 11: 407-420.

Calderon R, M Garrido y Pinto C. 1990. Etapas del crecimiento de *Acanthognatus franckii* Karsch, 1880 (Araneae: Nemesidae). *Revista Chilena de Entomología*, 18:19-24.

Canals M, Salazar MJ, Durán C, Figueroa D, y Veloso C. 2007. Respiratory refinements in the mygalomorph spider *Grammostola rosea* Walckenaer 1837 (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology*, 35: 481-486.

Canals M, Figueroa D, Alfaro C, Kawamoto T, Torres-Contreras H, Sabat P, Veloso C. 2011. Effects of diet and water supply on energy intake and water loss in a mygalomorph spider in a fluctuating environment of the central Andes. *Journal of Insect Physiology*, 57: 1489-1494.

Canals M, Veloso C y Solis R. 2015. Adaptation of the spiders to the environment: the case of some Chilean species. *Frontiers in Physiology*, 216-220.

Canning G, Reilly BK y Dippenaar-Shoeman AS. 2014. Borrow structure and microhabitat characteristics of *Nesiergus insulanus* (Araneae: Theraphosidae) from Fregate Island, Seychelles. *Journal of Arachnology*, 42: 293-298.

Cardoso P, Erwin TL, Borges PA y New TR. 2011. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation*, 144(11): 2647-2655.

Castiglioni E, García LF, Burla JP, Arbulo N y Fagúndez C. 2017. Arañas y carábidos como potenciales bioindicadores en ambientes con distinto grado de intervención antrópica en el este uruguayo: un estudio preliminar. *Innotec*, (13).

Ceballos G. 2001. Especies raras, el conocimiento de la diversidad biológica y la conservación. *Biodiversitas*, 38: 9-13.

Chadwick JJ. 2005. The role of body size in mating interactions of the sexually cannibalistic fishing spider *Dolomedes triton*. *Ethology*, 111: 51-61.

Charnov EL. 1993. Life History Invariants: Some Explorations of Symmetry in Evolutionary Ecology. Oxford: Oxford University Press. Chelini, M. C., & Hebets, E. (2017). Field evidence challenges the often-presumed relationship between early male maturation and female-biased sexual size dimorphism. *Ecology and evolution*, 7(22): 9592-9601.

Cheli G, Armendano A y Gonzalez A. 2006. Preferencia alimentaria de arañas *Misumenops pallidus* (Araneae: Thomisidae) sobre potenciales insectos presa de cultivos de alfalfa. *Revista de Biología Tropical*, 54: 505–513.

Chen IC, Hill JK, Ohlemuller R, Roy DB y Thomas CD. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333: 1024–1026.

Clark PJ y Evans FC. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35(4): 445-453.

Cloudsley-Thompson JL y Constantinou C. 1983. How does the scorpioneuscorpius flavicaudis (Deg.) manage to survive in Britain?. *International Journal of Biometeorology*, 27(2): 87-92.

Cloudsley-thompson JL. 1987. The biorhythms of spiders, Nettwig W. (Ed.). *Ecophysiology of Spiders*. Springer-Verlag; Berlin, Heidelberg, New York and Tokyo.

Chown SL y Nicolson SW. 2004. *Insect physiological ecology: mechanisms and patterns*. Oxford University Press, Oxford.

Coddington JA y Levi HW. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annual review of ecology and systematics*, 22: 565–592.

Cooperrider A. 1986. Terrestrial physical features. En: Cooperrider, A.T., R.J. Boyd y H.R. Stuart (eds.). *Inventory and monitoring of wildlife habitat*. United States Department of the Interior, Bureau of Land Management Service Center, Denver, Colorado.

Copperi S. 2018. *Biología reproductiva de arañas migalomorfas (araneae, mygalomorphae): patrones y mecanismos de selección sexual*. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.

Costa FG, Pérez-Miles F y Mignone A. 2004. Pompilid wasp interactions with burrowing tarantulas: *Pepsis cupripennis* versus *Eupalaestrus weijenberghi* and *Acanthoscurria suina* (Araneae, Theraphosidae). *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, 39: 37-43.

Costa FG y Pérez-Miles F. 2002. Reproductive biology of Uruguayan theraphosids (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology*, 30:571-587.

Coyle FA. 1985. Two year life cycle and low palpal character variance in a great smoky mountain population of the lamp-shade spider (Araneae, Hypochilidae, Hypochilus). *Journal of Arachnology*, 13: 211-218.

Cuevas Y y Zalba SM. 2010. Recovery of native grasslands after removing invasive pines. *Restoration Ecology*, 18(5): 711-719.

Cutler B y Guarisco H. 1995. Dispersal aggregation of *Sphodros fitchi* (Araneae, Atypidae). *Journal of Arachnology*, 23: 205–206.

Daubenmire RF. 1959. Canopy coverage method of vegetation analysis. *Northwest Science*, 33: 43-64.

Dematteo KE y Loiselle BA. 2008. New data on the status and distribution of the bush dog (*Speothos venaticus*): Evaluating its quality of protection and directing research efforts. *Biological Conservation*, 141(10): 2494-2505.

De Groot M, Rebeusek F, Grobelnik V, Govedic M, Salamun A y Verovnik R. 2009. Distribution modelling as an approach to the conservation of a threatened alpine endemic butterfly (Lepidoptera: Satyridae). *European Journal of Entomology*, 106(1): 77.

De Villalobos AE y Zalba SM. 2010. Changes in grassland communities after ten years of grazing 350 by feral horses: Prospects for restoration after horse removal. *Acta Oecologica*, 36: 514-519.

De Villalobos AE y Schwerdt L. 2018. Feral horses and alien plants: effects on the structure and function of the Pampean Mountain grasslands (Argentina). *Écoscience*, 25(1): 49-60.

Devito J y Formanowicz DR. 2003. The effects of size, sex, and reproductive condition on thermal and desiccation stress in a riparian spider (*Pirata sedentarius*, Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 31:278–284.

Debandi G, Corbalán V, Sclaro JA y Roig-Juñent SA. 2012. Predicting the environmental niche of the genus *Phymaturus*: Are palluma and patagonicus groups ecologically differentiated?. *Austral Ecology*, 37(3): 392-400.

Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M y Robledo CW. *Infostat versión 2016*. Grupo infostat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Online at <http://www.infostat.com.ar>.

Dias MA, Simó M, Castellano I, Brescovit AD. 2011. Modeling distribution of *Phoneutria bahiensis* (Araneae: Ctenidae): an endemic and threatened spider from Brazil. *Zoologia*, 28 (4): 432-439.

Dielh E, Mader VL, Wolters V, Birkhofer K. 2013. Management intensity and vegetation complexity affect web-building spiders and their prey. *Oecologia*, 173: 579-589.

Dippenaar-Schoeman AS. 2002. Baboon and trapdoor spiders of Southern Africa: an identification manual. Plant Protection Research Institute Handbook No. 13. Pretoria: Agricultural Research Council.

Eberhard WG. 2005. Evolutionary conflicts of interest: are female sexual decisions different?. *The american naturalist*, 165(5): 19-25.

Eberhard WG. 2009. Static allometry and animal genitalia. *Evolution*, 63: 48–66.

Eberhard WG y Huber BA. 1998. Courtship, copulation, and sperm transfer in *Leucauge mariana* (Araneae, Tetragnathidae) with implications for higher classification. *Journal of Arachnology*, 26: 342–368.

Eberhard WG, Barrantes G y Weng J. 2006. Tie them up tight: wrapping by *Philoponella vicina* spiders breaks, compresses and sometimes kills their prey. *Naturwissenschaften*, 93: 251–254.

Eberhard W, Rodriguez RL y Polihronakis M. 2009. Pitfalls in understanding the functional significance of genital allometry. *The Journal of Evolutionary Biology*, 22: 435-445.

Elgar MA, Ghaffar N y Read AF. 1990. Sexual dimorphism in leg length among orb-weaving spiders: a possible role for sexual cannibalism. *Journal of Zoology London*, 222: 455-470.

Elith J. 2002. Quantitative methods for modeling species habitat: Comparative performance and an application to Australian plants. In S. Ferson, & M. Burgman (Eds.). *Quantitative methods for conservation biology*. New York: Springer-Verlag.

Elith J, Graham C, Anderson R, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans R, Huettmann F, Leathwick J, Lehmann, A. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.

Elith J y Leathwick JR. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 40: 677-697.

Eme, J. y Bennett, W. A. 2009. Critical thermal tolerance polygons of tropical marine fishes from Sulawesi, Indonesia. *J. Therm. Biol.* 34, 220-225

Evans KL y Hamblen C. 1995. The microhabitat of *Tuberta maerens* (Araneae, Agelenidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 10: 101-103.

Fahrig L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *The Journal of Wildlife Management*, 603-610.

Fairbairn DJ. 2007. Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism. *Bioscience*, 58: 460.

Fernandes JO, Martins PT, Pasini A, Brown GG, Brescovit AD. 2008. Comunidade de aranhas de solo como indicador biológico em agroecossistemas de Londrina, Paraná. Desafios para o uso do solo com eficiência e qualidade ambiental: anais. Londrina: Embrapa Soja: IAPAR: Universidade Estadual de Londrina.

Fernández-Montraveta C y Cuadrado M. 2013. *Hogna radiata* males do not deplete their sperm in a single mating. *Journal of Arachnology*, 41: 102-107.

Ferretti N y Ferrero A. 2008. Courtship and mating behavior of *Grammostola schulzei* (Schmidt 1994) a burrowing tarantula from Argentina. *Journal of Arachnology*, 36: 480-483.

Ferretti N y Pérez-Miles F. 2011. Intraspecific non-sexual interactions of *Grammostola schulzei* (Araneae, Theraphosidae) under laboratory conditions. *Revista de Biología Tropical*, 59(3): 1173-1182.

Ferretti N, Pompozzi G, y Copperi S. 2012. Notes on egg-sacs and spiderlings of two species of *Grammostola* (Araneae: Theraphosidae) from central Argentina. *Journal of the British Tarantula Society*, 27 (2): 53-61.

Ferretti N y Pompozzi G. 2012. *Grammostola vachoni*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T18217620A18217711.

Ferretti N, Pompozzi G, Copperi S, Pérez-Miles F y Gonzáles A. 2012. Mygalomorpha spider community of a natural reserve in a hilly system in central Argentina. *Journal of Insect Science*, 12: 31.

Ferretti N, Pompozzi G, González A y Pérez-Miles F. 2013. The genus *Grammostola* Simon 1892 (Araneae: Theraphosidae): a new species from western Argentina, new synonymy and distributional data. *Journal of natural history*, 47(47-48): 2961-2977.

Ferretti N, Pompozzi G, Copperi S, González A y Pérez-Miles F. 2013. Sexual behaviour of mygalomorph spiders: when simplicity becomes complex; an update of the last 21 years. *Arachnology*, 16(3): 85-93.

Ferretti N, Copperi S, Schwerdt L y Pompozzi G. 2014. Another migid in the wall: natural history of the endemic and rare spider *Calathotarsus simoni* (Mygalomorphae: Migidae) from a hill slope in central Argentina. *Journal of natural history*, 48(31-32): 1907-1921.

Ferretti N, Pompozzi G, Copperi S, Wehitt A, Galíndez E, González A y Pérez-Miles F. 2017. A comparative morphological study of the epiandrous apparatus in mygalomorph spiders (Araneae, Mygalomorphae). *Micron*, 93: 9-19.

Ferretti N, Arnedo M, y González A. 2018. Impact of climate change on spider species distribution along the La Plata River basin, southern South America: projecting future range shifts for the genus *Stenoterommata* (Araneae, Mygalomorphae, Nemesiidae). *Annales Zoologici Fennici*, 55: 123-133.

Ferrier S y Guisan A. 2006. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, 43: 393-404.

Fick SE y Hijmans RJ. 2017. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*.

Figuerola D, Sabat P, Torres-Contreras H, Veloso C y Canals M. 2010. Participation of book lungs in evaporative water loss in *Paraphysa parvula*, a mygalomorph spider from Chilean Andes. *Journal of Insect Physiology*, 56: 731-735.

Fincke T y Paul R. 1989. Book lung function in arachnids. *Journal of Comparative Physiology B*, 159(4): 433-441.

Fleishman E, Ray C, Sjogren-Gulve P, Boggs CL y Murphy DD. 2002. Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology*, 16: 706-716.

Foelix R. 2011. *Biology of Spider*. Oxford University Press, New York pp. 432.

Foellmer MW y Moya-Laraño J. 2007. Sexual size dimorphism in spiders: patterns and processes. In: *Sex, Size and Gender Roles*. Oxford University Press, pp. 71–82.

Forster RR. 1980. Evolution of the tarsal organ, the respiratory system and the female genitalia in spiders. In J. Gruber (ed.): *Verhandlungen des 8. Internationalen Arachnologen Kongress*, Wien 1980. Pp. 269–284.

Framenau VW. 2005. Gender specific differences in activity and home range reflect morphological dimorphism in wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 33(2): 334-346.

Frangi JL y Bottino OJ. 1995. Comunidades vegetales de la Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata*, 71(1): 93-133.

Frankino WA, Emlen DJ y Shingleton AW. 2009. Experimental approaches to studying the evolution of animal form. In *Experimental Evolution: Concepts, Methods, and Applications of Selection Experiments*. T. Garland, Jr. & M.R. Rose, Eds.: 419–478. Berkeley: University of California Press.

Galiano ME. 1984. Datos adicionales sobre el ciclo vital de *Acanthoscurria sternalis*. *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina*, 43(1–4): 45–55.

García F, Lacava M y Viera C. 2014. Diet composition and prey selectivity by the spider *Oecobius concinnus* (Araneae: Oecobiidae) from Colombia. *Journal of Arachnology*, 42: 199-201.

García LF, Gonzalez-Gomez JC, Valenzuela-Rojas JC, Tizo-Pedrozo E y Lacava M. 2016. Diet composition and prey selectivity of Colombian populations of a social pseudoscorpion. *Insectes sociaux*, 63: 635-640.

Gardner TA, Barlow J, Araujo IS, Ávila-Pires TC, Bonaldo AB, Costa JE, Esposito MC, Ferreira LV, Hawes J, Hernandez MI, Hoogmoed MS, Leite RN, Lo-Man-Hung NF, Malcolm JR, Martins MB, Mestre LA, Miranda-Santos R, Overal WL, Parry L, Peters SL, Ribeiro-Junior MA, da Silva MNF, Motta CS y Peres CA. 2008. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology Letters*, 11: 139-150.

Gasnier TR, de Azevedo CS, Torres-Sanchez MP y Höfer H. 2002. Adult size of eight hunting spider species in central Amazonia: temporal variations and sexual dimorphisms. *Journal of Arachnology*, 30(1): 146-154.

Gaspar C, Gaston KJ y Borges PAV. 2010. Arthropods as surrogates of diversity at different scales. *Biological Conservation*, 143: 1287-1294.

Gaston KJ. 1994. *Rarity*. Chapman and Hall, Nueva York.

Ghione S, Simó M, Aisenberg A y Costa FG. 2013. *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae) as a bioindicator of coastal sand dunes in Uruguay. *Arachnology*, 16 (3): 94-98.

Ghione S, Coelho L, Costa FG, García LF, González M, Jorge C y Toscano-Gadea C. 2017. Arácnidos prioritarios para la conservación en Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica de Uruguay*, 26(1): 1-8.

Gilchrist GW. 1996. A quantitative genetic analysis of thermal sensitivity in the locomotor performance curve of *Aphidius servi*. *Evolution*, 50: 1560-1572.

Giraldo Mendoza AE. 2014. Un recuento de argumentos para incluir a los artrópodos terrestres en las prácticas de evaluación ambiental. *Ecología austral*, 24(2): 258-264.

Gotelli N. 1993. Antlion zones: causes of high-density predator aggregation. *Ecology*, 74: 226-237.

Gould SJ. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 41: 587-640.

Gould SJ. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Gould SJ y Lewontin RC. 1979. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 205: 581-598.

Graham Mh. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 84: 2809-2815.

Green A. 1992. Positive allometry is likely with mate choice, competitive display and other functions. *Animal Behaviour*, 43: 170-172.

Greenstone MH y Bennett AF. 1980. Foraging strategy and metabolic rate in spiders. *Ecology*, 61: 1255-1259.

Grossi B y Canals M. 2015. Energetics, scaling and sexual size dimorphism of spiders. *Acta biotheoretica*, 63(1): 71-81.

Grossi B, Veloso C, Taucare-Ríos A y Canals M. 2016. Allometry of locomotor organs and sexual size dimorphism in the mygalomorph spider *Grammostola rosea* (Walckenaer, 1837) (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology*, 44(1): 99-102.

Guisan A y Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.

Guisan A y Zimmermann N. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.

Hammer O, Harper DAT y Ryan PD. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontology Electronic*, 4(1): 9.

Hammerstein P y Riechert SE. 1988. Payoffs and strategies in territorial contests: ESS analyses of two ecotypes of the spider *Agelenopsis aperta*. *Evolutionary Ecology*, 2(2): 115-138.

Hancock K y Hancock J. 1998. Sex determination of immature Theraphosid Spiders from their Cast Skins. Canada, ISBN: 09515324-0-5

Hanski I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 17-38.

Hart DD y Horwitz RJ. 1991. Habitat diversity and the species-area relationship: alternative models and tests. *Habitat structure*, 47-68.

Hedrick AV y Temeles EJ. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: Hypothesis and Tests. *Trends in Ecology & Evolution*, 4: 136-138.

Hénaut Y, Machkour-M'Rabet S, Weissenberger H y Rojo R. 2015. Dimorphism and population size of the Mexican redrump tarantula, *Brachypelma vagans* (Araneae: Theraphosidae), in Southeast Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(3): 737-743.

Hernández P, Franke I, Herzog S, Pacheco V, Paniagua L, Quintana H, Soto A, Swenson J, Tovar C y Valqui T. 2008. Predicting species distributions in poorly-studied landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 17: 1353-1366.

Hertz PE, Huey RB, Stevenson R. 1993. Evaluating temperature regulation by field active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist*, 142: 796-818.

Higgins LE. 1993. Constraints and plasticity in the development of juvenile *Nephila clavipes* in Mexico. *Journal of Arachnology*, 21:107-119.

Higgins LE. 1995. Direct evidence for trade-offs between foraging and growth in a juvenile spider. *Journal of Arachnology*, 23: 37-43.

Higgins LE y Rankin MA. 1996. Different pathways in arthropod postembryonic development. *Evolution*, 50(2): 573-582.

Higgins L. 2000. The interaction of season length and development time alters size at maturity. *Oecologia*, 122(1): 51-59.

Higgins L. 2002. Female gigantism in a New Guinea population of the spider *Nephila maculata*. *Oikos*, 99(2): 377-385.

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG y Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978. Available online, <http://www.worldclim.org/>

Hormiga GN, Scharff N y Coddington JA. 2000. The phylogenetic basis of sexual size dimorphism in orb-weaving spiders (Araneae, Orbiculariae). *Systematic biology*, 49: 435-462.

Huber BA y Eberhard WG. 1997. Courtship, copulation, and genital mechanics in *Physocylus globosus* (Araneae, Pholcidae). *Canadian Journal of Zoology*, 75(6): 905-918.

Huey RB y Slatkin M. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51(3): 363-384.

Huey RB y Bennett AF. 1987. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution*, 41(5): 1098-1115.

Huey RB y Berrigan D. 2001. Temperature, demography, and ectotherm fitness. *American Naturalist*, 158: 204-210.

Huey RB, Kearney MR, Krockenberger A, Holtum JAM, Jess M, Williams SE. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behavior, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367: 1665-1679.

Humphreys WF. 1978. The thermal biology of *Geolycosa godeffroyi* and other burrow inhabiting Lycosidae (Araneae) in Australia. *Oecologia*, 31: 319-347.

Humphreys WF. 1987. Behavioral temperature regulation. *Ecophysiology of Spiders* (ed. By W. Nentwig), pp. 56-65. Springer-Verlag, Germany.

Hurd LE y Fagan WF. 1992. Cursorial spiders and succession age or habitat structure. *Oecologia*, 92: 215-221.

Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427

Hutto RL. 1985. Habitat selection by nonbreeding migratory land birds. P. 455-476 In: M.L. Cody (ed.). *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, Orlando.

Ibarra Graso A. 1961. Datos biológicos sobre *Grammostola burzaquensis* Ibarra Graso 1946 y su distribución geográfica (Araneae, Theraphosidae). *Neotropica*, 7 (22): 1–4.

IUCN & UNEP. 2015. The World Database of Protected Areas (WDPA). UNEP-WCMC. Cambridge, UK [www document]. Url: www.protectedplanet.net

Izem R y Kingsolver JG. 2005. Variation in continuous reaction norms: quantifying directions of biological interest. *The American Naturalist*, 166(2): 277-289.

Jackson AC, Rundle SD, Attrill MJ y Cotton PA. 2004. Ontogenetic changes in metabolism may determine diet shifts for a sit and wait predator. *Journal of Animal Ecology*, 73: 536-545.

Jankowski-Bell ME y Horner NV. 1999. Movement of the male brown tarantula, *Aphonopelma hentzi* (Araneae, Theraphosidae), using radio telemetry. *Journal of Arachnology*, 27: 503–512.

Jensen K, Mayntz D, Wang T, Simpson S. y Overgaard J. 2010. Metabolic consequences of feeding and fasting on nutritionally different diets in the wolf spider *Pardosa prativaga*. *Journal of insect physiology*, 56: 1095-1100.

Kaltsas D, Stathi I y Mylonas M. 2008. The foraging activity of *Mesobuthus gibbosus* (Scorpiones: Buthidae) in central and south Aegean archipelago. *Journal of Natural History*, 42: 513-527.

Kaltsas D, Panayiotou E, Chatzaki M y Mylonas M. 2014. Ground spider assemblages (Araneae: Gnaphosidae) along an urban-rural gradient in the city of Heraklion, Greece. *European Journal of Entomology*, 111(1): 59-6.

Kapusta SC. 2008. Bioindicac o ambiental. Porto Alegre: Escola T cnica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Kearney M y Porter WP. 2009. Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species' range. *Ecology Letters*, 12: 334-350.

Kim KC y Byrne LB. 2006. Biodiversity loss and the taxonomic bottleneck: emerging biodiversity science. *Ecological Research*, 21: 794–810.

Kingsolver JG, Diamond SE, Buckley LB. 2013. Heat stress and the fitness consequences of climate change for terrestrial ectotherms. *Functional Ecology*, 27: 1415–1423.

Klingenberg CP y Zimmermann M. 1992. Static, ontogenetic, and evolutionary allometry: a multivariate comparison in nine species of waterstriders. *American Naturalist*, 140: 601–620.

Klingenberg CP. 2005. Developmental constraints, modules and evolvability. In *Variation: A Central Concept in Biology*. B. Hallgrímsson & B.K. Hall, Eds.: 219–247. Amsterdam: Elsevier

Kodric-Brown A, Sibly RM y Brown JH. 2006. The allometry of ornaments and weapons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 8733–8738.

Kosiba S, Allen P y Barrantes G. 2012. Feeding effectiveness of *Megaphobema mesomelas* (Araneae, Theraphosidae) on two prey types. *Arachnology*, 15: 228-230.

Krakauer KT. 1972. Tolerance responses of the orb-weaving spider, *Nephila clavipes* (Araneae: Argiopidae). *American Midland Naturalist*, 88: 245-250.

Krausman PR. 1999. Some basic principles of habitat use. *Grazing behavior of livestock and wildlife*, 70: 85–90.

Langellotto GA y Denno RF. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia*, 139: 1–10.

Landsman AP y Bowman JL. 2017. Discordant response of spider communities to forest disturbed by deer herbivore and changes in prey availability. *Ecosphere*, 8(2).

Leborgne R y Pasquet A. 2005. Time of oviposition and reproductive success in *Argiope bruennichi* (Araneae: Araneidae). *European Journal of Entomology*, 102: 169–174.

Lencinas MV, Kreps G, Soler R, Peri PL, Porta A, Ramirez M y Pastur GM. 2015. *Neochelanus michaelsoni* (Pseudoscorpiones: Chernetidae) as potential bioindicator in managed and unmanaged Nothofagus forests of Tierra del Fuego. *Journal of Arachnology* 43, 406-412.

Lichtenstein JL, Rice HK y Pruitt JN. 2018. Personality variation in two predator species does not impact prey species survival or plant damage in staged mesocosms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(4): 70.

Liljesthröm G, Minervino E, Castro D y Gonzalez A. 2002. La comunidad de arañas del cultivo de soja en la provincia de buenosaires, Argentina. *Neotropical Entomology*, 31(2): 197-210.

Lindenmayer D y Mark Burgman. 2005. Practical conservation biology, Csiro Publishing, Australia.

Litsios G, Pellissier LC, Forest F, Lexer C, Pearman PB, Zimmermann NE y Salamin N. 2012. Trophic specialization influences the rate of environmental niche evolution in damselfishes (Pomacentridae). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279 :3662–3669.

Litvaitis JA, Titus K y Anderson EM. 1994. Measuring vertebrate use of territorial habitats and foods.p. 254-74 In: T.A. Bookhout (ed.). Research and Management Techniques for Wildlife and Habitats. 5th ed. Thewildl. Soc., Bethesda, Md.

Liu Y, Stolcke A, Shriberg E, y Harper M. 2005. Using conditional random fields for sentence boundary detection in speech. In *Proceedings of the 43rd Annual Meeting of the Association for Computational Linguistics*, 451-458.

Liznarová E y Pékar E. 2015. Trophic niche of *Oecobius maculatus* (Araneae: Oecobiidae): evidence based on natural diet, prey capture success, and prey handling. *Journal of Arachnology*, 43: 188-193.

Locht A, Yanez M, y Vazquez I. 1999. Distribution and natural history of Mexican species of *Brachypelma* and *Brachypelmides* (Theraphosidae, Theraphosinae) with morphological evidence for their synonymy. *Journal of Arachnology*, 27: 196–200.

Logan ML, Cox RM y Calsbeek R. 2014. Natural selection on thermal performance in a novel thermal environment. *Proceedings of the Academy of Sciences, Biology and Ecology*, 111: 14165–14169.

Loydi A y Distel R. 2010. Diversidad florística bajo diferentes intensidades de pastoreo por grandes herbívoros en pastizales serranos del Sistema de Ventania, Buenos Aires. *Ecologia Austral*, 20: 281-291.

Lutterschmidt W y Hutchison VH. 1997. The critical thermal maximum: history and critique. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 1561-1574.

Lyons A, Ashton PA, Powell I y Oxbrough A. 2017. Habitat associations of epigeal spiders in upland calcareous grassland landscapes: the importance for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 1-19.

M'Rabet MS, Henaut Y, Sepulveda A, Rojo R, Calme S y Geissen V. 2007. Soil preference and burrow structure of an endangered tarantula, *Brachypelma vagans* (Mygalomorphae: Theraphosidae). *Journal of Natural History*, 41(17-20): 1025-1033.

Madeira, D., Narciso, L., Cabral, H. N. y Vinagre, C. 2012. Thermal tolerance and potential impacts of climate change on coastal and estuarine organisms. *J. Sea Res.* 70, 32-41.

Maelfait JP y Hendrickx F. 1998. Spiders as bioindicators of anthropogenic stress in natural and semi-natural habitats in Flanders (Belgium) some recent developments. Selden PA ed. *Proceedings of the 17th European Colloquium of Aracnology*, Edinburgh.

Main BY. 1987. Persistence of Invertebrates in small areas: Case Studies of Trapdoor Spiders in Western Australia. In: *Nature Conservation: The Role of Remnants of Native Vegetation*, [eds. D.A. Saunders et al.]. Surrey Beatty & Sons: Chipping

Main BY. 2001. Historical ecology, responses to current ecological changes and conservation of Australian spiders. *Journal of Insect Conservation*, 5(1): 9-25.

Maleque Ma, Maeto K y Ishii H. 2009. Arthropods as bioindicators of sustainable forest management, with a focus on plantation forests. *Applied Entomology and Zoology*, 44(1):1-11.

Marc P, Canard A y Ysnel F. 1999. Spiders (Araneae) useful for pest limitation and bioindication. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74: 229-273.

Marshall SD y Gittleman SD. 1994. Clutch size in spiders: in more better? *Functional Ecology*, 8: 118-124.

Martin L, Huey R. 2008. Why “Suboptimal” is optimal: Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *American Naturalist*, 171: 102-118.

Mateo RG, Felicísimo ÁM y Muñoz J. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista chilena de historia natural*, 84(2): 217-240.

Mason LD, Bateman PW y Wardell-Johnson GW. 2018. The pitfalls of short-range endemism: high vulnerability to ecological and landscape traps. *Peerj*, 6.

Mayntz D y Toft S. 2001. Nutrient composition of the prey’s diet affect growth and survivorship of a generalist predator. *Oecologia*, 127: 207-213.

Mccue MD. 2006. Specific dynamic action: a century of investigation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 144: 381–394.

Melic A. 2003. De los jeroglíficos a los tebeos: Los artrópodos en la Cultura. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 32: 325-357.

Menge BA y Sutherland JP. 1987. Community Regulation - Variation in Disturbance, Competition, and Predation in Relation to Environmental-Stress and Recruitment. *American Naturalist*, 130: 730-757.

Mora, C. y Maya, M. 2006. Effect of the rate of temperature increase of the dynamic method on the heat tolerance of fishes. *J. Therm. Biol.* 31, 337-341.

Moreno CE. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza: M&T. (Manuales y Tesis SEA, vol. 1).

Michálek O, Petráková L. y Pekár S. 2017. Capture efficiency and trophic adaptations of a specialist and generalist predator: A comparison. *Ecology and evolution*, 7: 2756-2766.

Milesi FA y Lopez de Casenave J. 2005. El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología austral*, 15(2): 131-148.

Miyashita T. 1992. Variability in food consumption rate of natural populations in the spider, *Nephila clavata*. *Researches on Population Ecology*, 34: 15–28.

Morais-Filho JC y Quevedo Romero G. 2008. Microhabitat use by *Peucetia flava* (Oxyopidae) on the glandular plant *Rhynchanthera dichotoma* (Melastomataceae). *Journal of Arachnology*, 36(2): 374-378.

Morse DM. 2007. *Predator upon a flower. Life history and fitness in a crab spider*. Harvard University Press.

Moya-Laraño J, Halaj J y Wise DH. 2002. Climbing to reach females: Romeo should be small. *Evolution*, 56: 420–425.

Munévar A, Rubio GD y Zurita GA. 2018. Changes in spider diversity through the growth cycle of pine plantations in the semi-deciduous Atlantic forest: The role of prey availability and abiotic conditions. *Forest Ecology and Management*.

Nai-Bregaglio M., Pucheta E y Cabido M. 2002. El efecto del pastoreo sobre la diversidad florística y estructural en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 613-623.

Nentwig W. 2013. *Ecophysiology of Spiders*. Berlin: Springer-Verlag. Norton, Australia.

Nori J, Torres R, Lescano JN, Cordier JM, Periago ME y Baldo D. 2016. Protected areas and spatial conservation priorities for endemic vertebrates of the Gran Chaco, one of the most threatened ecoregions of the world. *Diversity and Distributions*, 22: 1212–1219.

Nori J, Leynaud GC, Volante J, Abdala CS, Scrocchi GJ, Rodriguez-Soto C y Loyola R. 2017. Reptile species persistence under climate change and direct human threats in north-western Argentina. *Environmental Conservation*, 45(1): 83-89.

Oliveira Leal CR, Oliveira Silva J, Sousa-Souto L, y de Siqueira Neves F. 2016. Vegetation structure determines insect herbivore diversity in seasonally dry tropical forest. *Journal of Insect Conservation*, doi 10.1007/s10841-016-9930-6.

Ossamy S, Elbanna SM, Orabi GM y Semida FM. 2016. Assessing the potential role of spider as bioindicators in Ashtoum el Gamil Natural Protected Area, Port Said, Egypt. *Indian Journal of Arachnology*, 5(1-2): 100-112.

Panzeria A, Perdomo C y Pérez-Miles F. 2009. Spiderling emergence in the tarantula *Grammostola mollicoma* (Ausserer 1875): an experimental approach (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology*, 37:92-96.

Paul R y Fincke T. 1989. Book lung function in arachnids. *Journal of Comparative Physiology B*, 159(4): 419-432.

Pausas JG y Parr CL. 2018. Towards an understanding of the evolutionary role of fire in animals. *Evolutionary Ecology*, 32(2-3): 113-125.

Pedersen A y Loeschcke V. 2001. Conservation genetics of peripheral populations of the mygalomorph spider *Atypus affinis* (Atypidae) in northern Europe. *Molecular Ecology*, 10(5): 1133-1142.

Pékar S y Toft S. 2015. Trophic specialization in a predatory group: the case of prey specialised spiders (Araneae). *Biological Reviews*, 90: 744-761.

Pékar S, Coddington JA y Blackedge T. 2012. Evolution of stenophagy in spiders (Araneae): evidence based on the comparative analysis of spider diets. *Evolution*, 66: 776–806.

Pélabon C, Firmat C, Bolstad GH, Voje KL, Houle D, Cassara J y Hansen TF. 2014. Evolution of morphological allometry. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1320(1): 58-75.

Pérez-Miles F. 1989. Variación relativa de caracteres somáticos y genitales en *Grammostola mollicoma* (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology*, 263-274.

Pérez-Miles F, Costa FG, Toscano-Gadea C y Miganone A. 2005. Ecology and behaviour of the ‘road tarantulas’ *Eupalaestrus weijenberghi* and *Acanthoscurria suina* (Araneae, Theraphosidae) from Uruguay. *Journal of Natural History*, 39: 483-498.

Persons MH. 1999. Hunger effects on foraging responses to perceptual cues in immature and adult wolf spiders (Lycosidae). *Animal Behaviour*, 57: 81-88.

Pearson RG, Stanton JC, Shoemaker KT, Aiello-Lammens ME, Ersts PJ y Horning N. 2014. Life history and spatial traits predict extinction risk due to climate change. *Nature Climate Change*, 4: 217–221.

Pérez CA y Frangi JL. 2000. Grassland biomass dynamics an altitudinal gradient in the Pampa. *Journal of Range Management*, 53: 518-528.

Peri PL, Bahamonde HA, Lencinas MV, Gargagliones V, Soler R, Ormaechea S y Martínez Pastur G. 2016. A review of silvopastoral systems in native forest of *Nothofagus antartica* in southern Patagonia, Argentina. *Agroforestry systems*, 90: 933-960.

Petrie M. 1988. Intraspecific variation in structures that display competitive ability: large animals invest relatively more. *Animal Behaviour*, 36: 1174–1179

Petrakova L, Michalko R, Loverre P, Sentenská L, Korenko S y Pékar S. 2015. Intraguild predation among spiders and their effect on the pear *Psylla* during winter. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 233: 67-74.

Phillips S y Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.

Phillips SJ, Anderson RP y Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.

Phillips SJ, Dudík M y Schapire RE. 2009. Maxent software for modeling species niches and distributions, Version 3.4.1. Available from url: http://biodiversityinformatics.Amnh.org/open_source/maxent/.

Philip BN y Shillington C. 2010. The effect of prey availability on metabolism and activity in the tarantula *Phormictopus cancerides*. *Canadian Journal of Zoology*, 88: 90-98.

Pinkus-Rendón MA, León-Cortés JL y Ibarra-Núñez G. 2006. Spiders diversity in a tropical habitat gradient in Chiapas, Mexico. *Diversity and Distributions*, 12: 61-69.

Podgaiski LR y Rodríguez GG. 2016. Spider community responds to litter complexity: insights from a small-scale experiment in an exotic pine stand. *Iheringia, Serie Zoologia* 107, doi: 10.1590/1678-4766e2017007.

Pompozzi G, Ferretti N, Schwerdt L, Copperi S, Ferrero A y Simo M. 2013. The diet of the black widow spider *Latrodectus mirabilis* (Theridiidae) in two cereal crops of central Argentina. *Iheringia Série Zoológica*, 103: 388-392.

Pompozzi G, Petráková L, y Pekár S. 2018. Evolution of ant-eating specialization in the basal lineage of Zodariidae (Araneae): the trophic ecology of South American *Leprolochus birabeni* Mello-Leitão. *Biological Journal of the Linnean Society*.

Postiglioni R, Pérez-Miles F y Costa FG. 2005. Las hembras de *Eupalaestrus weijenberghi* (Araneae, Theraphosidae) producen camadas cada dos años: consecuencias para un complicado rompecabezas reproductivo. Actas Primer Congreso Latinoamericano de Aracnología, Minas, Uruguay.

Prenter J, Elwood RW y Montgomery WI. 1999. Sexual size dimorphism and reproductive investment by Female Spiders: a comparative analysis. *Evolution*, 53: 1987-1994.

Procheş Ş, Warren M, Mcgeoch MA y Marshall DJ. 2010. Spatial scaling and transition in pneumatophore arthropod communities. *Ecography*, 33(1): 128-136.

Provencher L y Riechert SE. 1991. Short-term effects of hunger conditioning on spider behavior, predation, and gain of weight. *Oikos*, 160-166.

Pulz R. 1987. Thermal and water relations. In *Ecophysiology of spiders* (pp. 26-55). Springer, Berlin, Heidelberg.

- Punzo F. 2002. Food imprinting and subsequent prey preference in the lynx spider, *Oxyopes salticus* (Araneae: Oxyopidae). *Behavioural Processes*, 58: 177–181.
- Pyke GH, Pulliam HR y Charnov EL. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The quarterly review of biology*, 52: 137-154.
- Rabinowitz D. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*.
- Rainio J y Niemelä J. 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 12: 487–506.
- Radić V y Clarke GKC. 2011. Evaluation of IPCC model's performance in simulating late-twentieth-century climatologies and weather patterns over North America. *Journal of Climatology*, 24: 5257–5274.
- Rao D. 2017. Springer International Publishing AG 2017. C. Viera, M.O. Gonzaga (eds.), *Behaviour and Ecology of Spiders*, doi: 10.1007/978-3-319-65717-2_4
- Re AD, Diaz F, Sierra E, Rodríguez J y Pérez E. 2005. Effect of salinity and temperature on thermal tolerance of brown shrimp *Farfantepenaeus aztecus* (Ives) (Crustacea, Penaeidae). *Journal of Thermal Biology*, 30: 618–622.
- Reichling SB, Baker C y Swatzell C. 2011. Aggregations of *Sphodros rufipes* (Araneae: Atypidae) in an urban forest. *Journal of Arachnology*, 39(3): 503-505.
- Řezáč M, Tošner J y Heneberg P. 2018. Habitat selection by threatened burrowing spiders (Araneae: Atypidae, Eresidae) of central Europe: evidence base for conservation management. *Journal of Insect Conservation*, 1-15.
- Riechert SE y Lawrence K. 1997. Test for predation effects of single versus multiple species of generalist predators: spiders and their insect prey. *Entomologia Experimentalis Applicata*, 84: 147–155.
- Riechert SE y Tracy CR. 1975. Thermal Balance and Prey Availability: Bases for a Model Relating Web-Site Characteristics to Spider Reproductive Success. *Ecology*, 56(2): 265-284.
- Roff D. 2002. *Life history evolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Rohlf F. 2005. TpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.05. Departamet of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rolla AL, Nuñez MN, Guevara ER, Meira SG, Rodriguez GR y de Zárate MI. 2018. Climate impacts on crop yields in Central Argentina. *Adaptation strategies. Agricultural Systems*, 160: 44-59.

Rubio GD, Corronca JA y Damborsky MP. 2008. Do spider diversity and assemblages change in different contiguous habitats? A case study in the protected habitats of the humid Chaco ecoregion, northeast Argentina. *Environmental Entomology*, 37: 419-430.

Samu F, Lengyel G, Szita E, Bidlo A y Odor P. 2014. The effect of forest stand characteristics on spider diversity and species composition in deciduous-coniferous mixed forest. *Journal of Arachnology*, 42: 135-141.

Santos AJ. 2007. Evolução do dimorfismo sexual de tamanho em aranhas. Pp. 137–165. In *Ecologia e Comportamento de Aranhas*.

Schiapelli RD y Gerschman de Pikelin BS. 1962. Importancia de las espermatecas en la sistematica de las arañas del suborden Mygalomorphae (Araneae). *Physis*, 23: 69-75.

Schmalhofer VR. 1999. Thermal tolerances and preferences of the crab spiders *Misumenops asperatus* and *Misumenops formosipes* (Araneae, Thomisidae). *Journal of Arachnology*, 27: 470–480.

Schmidt-Nielsen K. 1984. *Scaling: Why is Animal Size So Important?* Cambridge, MA: Cambridge University Press

Schmidt MH, Roschewitz I, Thies C y Tscharrntke T. 2005. Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology*, 42: 281–287.

Schmidt JM, Harwood JD y Rypstra AL. 2012. Foraging activity of a dominant epigeal predator: molecular evidence for the effect of prey density on consumption. *Oikos*, 121: 1715-1724.

Schmidt JM, Sebastian P, Wilder SM y Rypstra AL. 2012. The nutritional content of prey affects the foraging of a generalist arthropod predator. *Plos One*, 7: e49223.

Schoener TW y Toft CA. 1983. Dispersion of a small-island population of the spider *Metepeira daytona* (Araneae: Araneidae) in relation to web site availability. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12(2):121–128.

Schowalter TD. 2006. *Insect ecology: an ecosystem approach*. New York: Elsevier.

Schultz, S. A. & Schultz, M. J. 1998: *The tarantula keeper's guide*, second edition. Hauppauge, NY: Barrons

Schwerdt L, Pompozzi G, Copperi S y Ferretti N. 2012. Variación estacional de artrópodos epígeos en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires, Argentina) Reunión Argentina de Ecología, Luján.

Schwerdt L, Pompozzi G, Copperi S y Ferretti N. 2014. Diversidad estructural y temporal de arácnidos epigeos (Arachnida), excepto ácaros, en el sistema serrano de Tandilia (Buenos Aires, Argentina). *Historia Natural*, 4(2):101-111.

Schwerdt L, de Villalobos AE y Pérez-Miles F. 2018. Spiders as potential bioindicators of mountain grasslands health: the Argentine tarantula *Grammostola vachoni* (Araneae, Theraphosidae). *Wildlife Research*, 45(1): 64-71.

Scott AG, Oxford Geoff S y Selden PA. 2006. Epigeic spiders as ecological indicators of conservation value for peat bogs. *Biological conservation*, 127: 420-428.

Spiller MS, Spiller C y Garlet J. 2017. Arthropod bioindicators of environmental quality. *Revista Agroambiente On-line*, 12(1): 425-441.

Sevacherian V y Lowrie DC. 1972. Preferred temperature of two species of lycosid spiders, *Pardosa sierra* and *P. Ramulosa*. *Annals of the Entomological Society of America*, 65: 111–114.

Seymour RS y Vinegar A. 1973. Thermal relations, water loss and oxygen consumption of a North American tarantula. *Comparative Biochemistry & Physiology*, 44: 83–96.

Shapiro AM y Porter AH. 1989. The lock-and-key hypothesis: evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. *Annual review of entomology*, 34(1): 231-245.

Shillington C. 2002. Thermal ecology of male tarantulas (*Aphonopelma anax*) during the mating season. *Canadian Journal of Zoology*, 80: 251-259.

Shillington C. 2005. Inter-sexual differences in resting metabolic rates in the Texas tarantula, *Aphonopelma anax*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 142(4): 439-445.

Shillington C y McEwen B. 2006. Activity of juvenile tarantulas in and around the maternal burrow. *Journal of Arachnology*, 34(1): 261-265.

Siddig AA, Ellison AM, Ochs A, Villar-Leeman C y Lau MK. 2016. How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in Ecological Indicators. *Ecological Indicators*, 60: 223-230.

Siira-Pietikainen A, Haimi J y Siitonen J. 2003. Short-term responses of soil macroarthropod community to clear felling and alternative forest regeneration methods. *Forest Ecology and Management*, 172: 339-353.

Simmonds SJ, Majer JD y Nichols OG. 1994. A comparative study of spider (Araneae) communities of rehabilitated bauxite mines and surrounding forest in the south-west of Western Australia. *Restoration Ecology*, 2: 247–260.

Simpson MR. 1993. Reproduction in two species of arctic arachnids, *Pardosa glacialis* and *Alopecosa hirtipes*. *Canadian Journal of Zoology*, 71(3): 451-457.

Sinclair BJ, Marshall KE, Sewell MA, Levesque DL, Willett CS, Slotsbo S y Huey RB. 2016. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures?. *Ecology Letters*, 19(11): 1372-1385.

Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10: 1115-1123.

Souza-Silva M, Igor Guimarães S y Brescovit A. 2014. Bionomic aspects of *Prorachias bristowei* (Araneae: Mygalomorphae: Nemesiidae): burrow density and shape, food items, body size and reproduction. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 49 (2): 106-113.

Southwood TRE. 1978. *Ecological methods*. London: Wiley-Blackwell.

Southwood TRE y Henderson PA. 2009. *Ecological methods*. John Wiley & Sons.

Spear DM, Adams TA, Boyd ES, Dipman MM, Staubus MJ y Meyer WM. 2017. The effects of development, vegetation-type conversion, and fire on low-elevation Southern California spider assemblages. *Invertebrate Biology*, doi: 10.1111/ivb.12163.

Stoks R, Verheyen J, Van Dievel M y Tüzün N. 2017. Daily temperature variation and extreme high temperatures drive performance and biotic interactions in a warming world. *Current opinion in insect science*, 23: 35-42.

Stoltey T y Shillington C. 2009. Metabolic rates and movements of the male tarantula *Aphonopelma anax* during the mating season. *Canadian Journal of Zoology*, 87(12): 1210-1220.

Stradling DJ. 1978. The growth and maturation of the ‘tarantula’, *Avicularia avicularia* L. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 62: 291–303.

Stradling DJ. 1994. Distribution and behavioral ecology of and arboreal ‘tarantula’ spider in Trinidad. *Biotropica*, 26: 84-97.

Summerville KS y Crist TO. 2004. Contrasting effects of habitat quantity and quality on moth communities in fragmented landscapes. *Ecography*, 27: 3–12.

Swets JA. 1988. Measurement the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240: 1285-1293.

Taucare-Ríos A. 2017. Comparando el nicho ambiental en el género *Metepieira* FO Pickard-Cambridge: un caso de diferenciación de nicho entre especies hermanas. *Revista Chilena de Entomología*, 42.

Teller BJ, Miller AD y Shea K. 2015. Conservation of passively dispersed organisms in the context of habitat degradation and destruction. *Journal of Applied Ecology*, 52(2): 514-521.

Theobald DM. 2010. Estimating natural landscape changes from 1992 to 2030 in the conterminous US. *Landscape Ecology*, 25: 999–1011.

Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BF, De Siqueira MF, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, Van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Townsend Peterson A, Phillips OL y Williams SE. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427: 145–148.

Thuiller W. 2007. Climate change and the ecologist. *Nature*, 448: 550-552.

Torres VM, González Reyes AX, Rodríguez Artigas SM y Corronca JA. 2016. Efectos del disturbio antrópico sobre las poblaciones de *Leprolochus birabeni* (Araneae, Zosariidae) en el Chaco Seco del noroeste de Argentina. *Iheringia, Serie Zoologia* doi: 10.1590/1678-4766e2016009.

Trabalon M y Blais C. 2012. Juvenile development, ecdysteroids and hemolymph level of metabolites in the spider *Brachypelma albopilosum* (Theraphosidae). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 317(4): 236-247.

Trivia AL. 2013. Diversidade de aranhas (Arachnida, Araneae) de solo na Mata Atlântica do Parque Municipal da Lagoa do Peri, Florianópolis, SC, Brasil. 2013, 66 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharel em Ciências Biológicas) - Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.

Tseng M y Rowe L. 1999. Sexual dimorphism and allometry in the giant water strider *Gigantometra gigas*. *Canadian Journal of Zoology*, 77:923-929.

Uetz GW. 1975. Temporal and spatial variation in species diversity of wandering spiders (Araneae) in deciduous forest litter. *Environmental Entomology*, 4: 719-724.

Uetz GW. 1991. Habitat structure and spider foraging. Habitat structure. Springer, New York, pp 325–348.

Uhl G, Schmitt S, Schafer MA y Blanckenhorn W. 2004. Food and sexspecific growth strategies in a spider. *Evolutionary Ecology Research*, 6: 523–540.

Vachon M. 1957. Contribution a l'etude du developpement postembryonnaire des araignees. Premiere note: Generalites et nomenclature des stades. *Bulletin de la Societe Zoologique de France*, 82: 337–354.

Vandermeer J. 1990. Elementary Mathematical Ecology. Krieger Publishing Co. Malabar, Florida.

Varela S, Mateo RG, García-Valdés R y Fernández-González F. 2014. Macroecología y ecoinformática: sesgos, errores y predicciones en el modelado de distribuciones. *Ecosistemas*, 23(1):46-53.

Veloso C, Luhr D, Marfull R, Torres-Contrera H, Figueroa-Pérez D, Sabat P y Canals M. 2012. Characterization of the thermalmicro-environment of *Paraphysa parvula*. *Journal of Arachnology*, 40: 34-38.

Vollrath F. 1980. Male body size and fitness in the web-building spider *Nephila clavipes*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 53: 61-78.

Walker SE y Rypstra AL. 2001. Sexual dimorphism in functional response and trophic morphology in *Rabidosa rabida* (Araneae: Lycosidae). *The American Midland Naturalist*, 146(1), 161-170.

Weeks RD Jr y Holtzer TO. 2000. Habitat and season in structuring ground-dwelling spider (Araneae) communities in a shortgrass steppe ecosystem. *Environmental Entomology*, 29(6): 1164-1172.

Weng JL, Barrantes G y Eberhard WG. 2006. Feeding by *Philoponella vicina* (Araneae, Uloboridae) and how uloborids lost their venom glands. *Canadian Journal of Zoology*, 84: 1752-1762.

West GB y Brown JH. 2005. The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *Journal of Experimental Biology*, 208: 1575–1592.

Weyant J, Azar C, Kainuma M, Kejun J, Nakicenovic N y Shukla P. 2009. Report of 2.6 versus 2.9 Watts/m² RCPP evaluation panel. Integrated Assessment Modeling Consortium.

Williams SE, Shoo LP, Isaac JL, Hoffmann AA y Langham G. 2008. Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *Plos Biology*, 6: 2621–2626.

Wise DH. 1979. Effects of an experimental increase in prey abundance upon the reproductive rates of two orb-weaving spider species (Araneae: Araneidae). *Oecologia*, 41: 289–300.

Wise DH. 1993. *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge: Cambridge University Press

World Spider Catalog. 2018. World Spider Catalog. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, version 19.0, accessed on {date of access}. Doi: 10.24436/2

Yáñez M y Floater G. 2000. Spatial distribution and habitat preference of the endangered tarantula, *Brachypelma klaasi* (Araneae: Theraphosidae) in Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 9: 795–810.

Zalba SM y Cozzani NC. 2004. The impact of feral horses on grassland bird communities in Argentina. *Animal Conservation*, 7: 35–44

Zank C, Becker FG, Abadie M, Baldo D, Maneyro R y Borges-Martins M. 2014. Climate change and the distribution of Neotropical red-bellied toads (*Melanophryniscus*, Anura, Amphibia): How to prioritize species and populations? *plos ONE* 9(4): e94625, doi:10.1371/journal.pone.0094625.

Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis*. Pearson Education India.

ANEXO

CAPÍTULO II

Tabla 2. Registro de aparición de espermatecas en las hembras de *G. vachoni*.

Hembra	1 ^{er} muda con espermateca	Mes de la muda	Días de vida	Años de vida
1	7	Febrero	1484	4,07
2	7	Octubre	1382	3,79
3	7	Febrero	1484	4,07
4	7	Agosto	1671	4,58
5	9	Febrero	1501	4,11
6	8	Noviembre	1389	3,81
7	8	Enero	1468	4,02
8	6	Octubre	1361	3,73
9	8	Noviembre	1396	3,82
10	8	Febrero	1484	4,07
11	6	Octubre	1382	3,79
12	8	Enero	1396	3,82
13	9	Enero	1825	5,00
14	8	Marzo	1522	4,17
15	7	Diciembre	1439	3,94
16	7	Marzo	1529	4,19
17	7	Octubre	1362	3,73
18	7	Noviembre	1389	3,81
19	9	Febrero	1501	4,11
20	8	Noviembre	1389	3,81
21	7	Diciembre	1439	3,94
22	8	Enero	1469	4,02

23	10	Febrero	1476	4,04
24	10	Octubre	1382	3,79
25	11	Septiembre	1396	3,82
26	8	Diciembre	1796	4,92
27	8	Octubre	1734	4,75
28	7	Julio	1637	4,48
29	9	Noviembre	1396	3,82
30	9	Febrero	1501	4,11
31	8	Noviembre	1403	3,84
32	7	Noviembre	1389	3,81
33	6	Febrero	1501	4,11
34	8	Enero	1445	3,96
35	8	Marzo	1868	5,12
36	8	Enero	1469	4,02
37	9	Febrero	1501	4,11
38	9	Octubre	1368	3,75
39	8	Diciembre	1424	3,90
40	7	Octubre	1382	3,79
41	8	Marzo	1508	4,13
42	9	Febrero	1482	4,06
43	7	Enero	1469	4,02
44	9	Septiembre	1693	4,64

CAPÍTULO IV

Tabla 7. Especies y morfoespecies de plantas registradas en los sitios de muestreo (P: presencia y A: ausencia de *G. vachoni*) durante el periodo de estudio.

	Sitio C		Sitio B		Sitio A	
	P	A	P	A	P	A
<i>Acanthostyles buniifolius</i>	x	-	X	-	X	-
<i>Achyrocline satureioides</i>	-	-	-	-	X	-
<i>Aristida spegazzinii</i>	-	X	X	-	-	X
<i>Baccharis crispa</i>	-	-	-	-	X	-
<i>Briza minor</i>	-	-	X	-	-	-
<i>Briza subaristata</i>	-	X	-	X	X	X
<i>Cheilanthes buchtienii</i>	X	-	-	-	-	-
<i>Cheilanthes squamosa</i>	-	X	-	-	-	-
<i>Conium maculatum</i>	-	-	-	X	-	-
<i>Danthonia cirrata</i>	-	X	X	X	X	X
<i>Dichondra sericea</i>	X	-	-	X	X	X
<i>Echium plantagineum</i>	-	-	X	-	-	-
<i>Echuim vulgare</i>	-	-	-	X	-	X
<i>Eragrostis lugens</i>	-	X	X	-	X	X
<i>Evolvulus sericeus</i>	-	-	-	-	-	X
<i>Facelis retusa</i>	X	X	-	-	-	-
<i>Galium richardianum</i>	-	-	X	-	-	-
<i>Gamochaeta spicata</i>	X	X	-	-	-	-
<i>Gamochaeta stachydifolia</i>	-	X	-	-	-	-
<i>Glandularia platensis</i>	-	-	-	-	X	X
<i>Glandularia sp.</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphrena pulchella</i>	X	X	X	-	X	X
<i>Gomphrena sp.</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Hybanthus parviflorus</i>	-	-	-	-	-	X
<i>Krapovickasia flavescens</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Lolium multiflorum</i>	-	-	-	-	X	-
<i>Lucilia acutifolia</i>	-	-	X	-	X	-

<i>Margyricarpus pinnatus</i>	-	-	X	-	X	X
<i>Melica eremophila</i>	-	-	-	-	X	-
<i>Mimosa rocae</i>	X	X	X	-	-	-
<i>Nassella melanosperma</i>	-	-	X	X	-	-
<i>Nassella tenuis</i>	X	-	-	-	-	-
<i>Oenothera sp.</i>	-	-	-	-	X	-
<i>Panicum vermun</i>	-	-	-	-	X	-
<i>Paronychia sp.</i>	-	X	-	-	-	-
<i>Paspalum plicatulum</i>	-	X	-	-	-	-
<i>Paspalum sp.</i>	X	-	-	-	-	-
<i>Pavonia cymbalaria</i>	-	X	X	X	-	-
<i>Petrorhagia nanteuillii</i>	-	-	-	-	X	-
<i>Pfaffia sp.</i>	-	-	X	-	-	-
<i>Pinus radiata</i>	-	-	-	X	-	-
<i>Piptochaetium leopodium</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Plantago ventanensis</i>	-	-	-	-	X	-
<i>Rhynchosia senna</i>	-	-	X	-	-	-
<i>Schizachyrium spicatum</i>	X	X	-	-	-	-
<i>Senecio pampeanus</i>	-	-	X	-	-	-
<i>Senecio sp.</i>	-	-	-	-	X	X
<i>Sommerfeltia spinulosa</i>	X	X	-	-	-	-
<i>Stipa sp.</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Stipoides sp.</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Tradescantia sp.</i>	-	-	-	X	-	-
<i>Vulpia myurus</i>	-	-	-	-	X	-
<i>Wahlenbergia linarioides</i>	-	-	-	-	X	-
<i>Wahlenbergia sp.</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Wedelia buphtalmiflora</i>	X	-	-	-	X	X

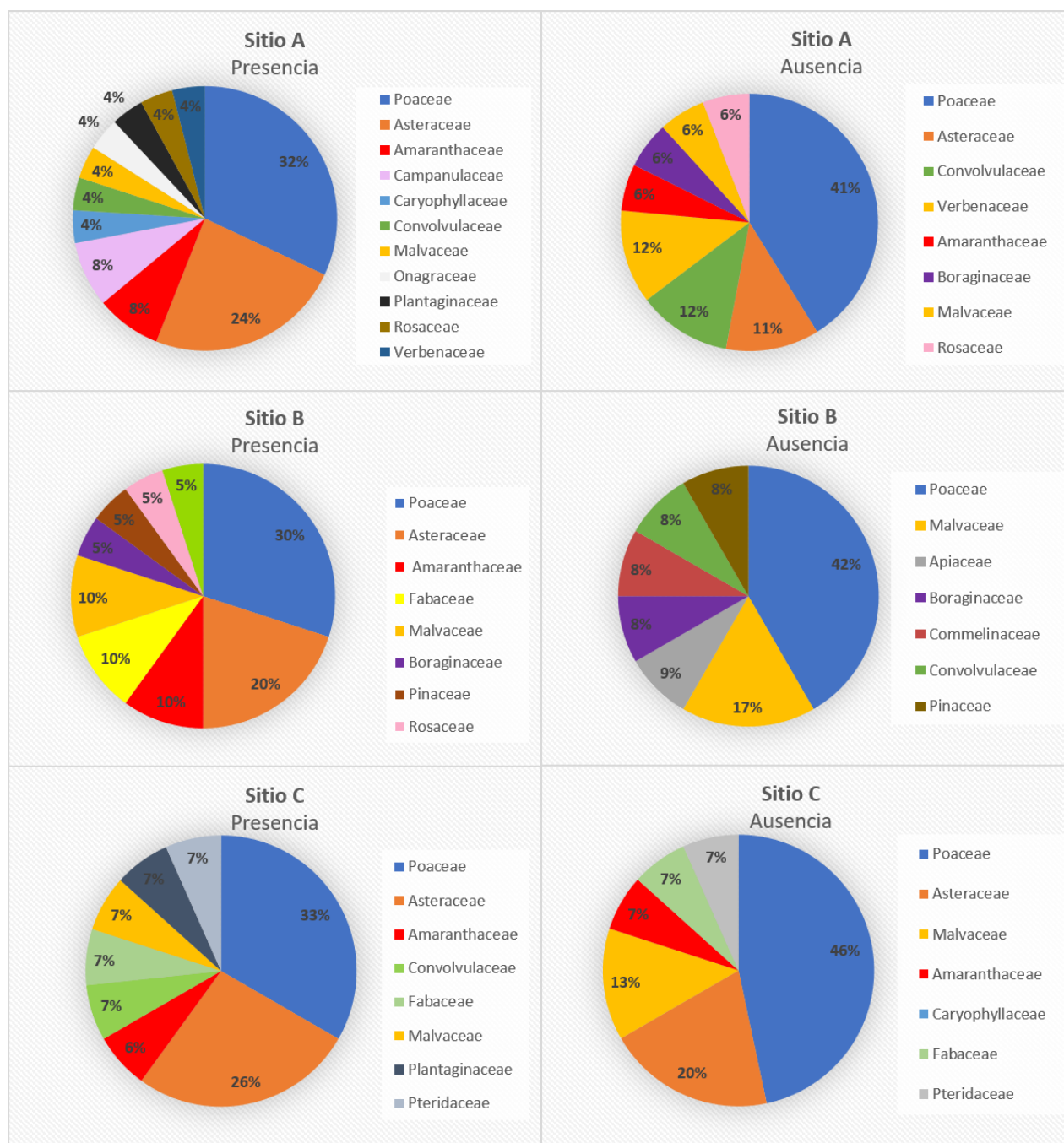


Figura 12. Abundancia relativa de las familias de plantas registradas durante el periodo de estudio en los sitios de muestreo.

CAPÍTULO V

Tabla 1. Registros georreferenciados de *G. vachoni* utilizados para generar la base de datos de presencia de la especie. NR: nuevo registro. CZI: Colección de Zoología de Invertebrados (Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur).

Provincia	Partido	Localidad	Latitud	Longitud	Fuente
Buenos Aires	Tornquist	Sierra de la Ventana	-38.1500	-61.9833	Ferretti et al. 2011
	Tandil	Tandil	-37.3166	-59.1500	Schiapelli y Gerschman 1961
	Olavarría	Estancia La China	-36.9000	-60.2833	Ferretti et al. 2011
	Tornquist	Sierras Grandes	-38.1747	-61.9000	NR: CZI
	Tornquist	Cerro Negro	-38.1500	-61.9833	Ferretti et al. 2011
	Patagones	Carmen de Patagones	-40.8000	-62.9833	Ferretti et al. 2011
	Benito Juárez	Cerro Curamalal	-37.5000	-59.5500	Ferretti et al. 2011
	Tornquist	Abra de la Ventana	-38.1500	-61.9833	Ferretti et al. 2011
	Tornquist	Sierra de las Tunas	-37.9331	-61.8500	Ferretti et al. 2011
	Tornquist	Estancia Funke	-38.0722	-62.0531	Ferretti et al. 2011
	Azul	Azul	-36.7833	-59.8500	Ferretti et al. 2011
	Bahía Blanca	Bahía Blanca	-38.7166	-62.2833	Ferretti et al. 2011
	Benito Juárez	Abra del Xinojo	-37.5000	-59.5500	Ferretti et al. 2011
	Olavarría	Sierra de la China	-36.9000	-60.2833	Ferretti et al. 2011
	Tornquist	Cerro Esmeralda	-38.0666	-62.1666	Ferretti et al. 2011
	Puan	Estancia el Tropezón	-37.5475	-62.5678	Ferretti et al. 2011
	Tornquist	Cerro Colorado	-38.1000	-62.2333	Ferretti et al. 2011
	Tornquist	Cerro Esmeralda	-38.0833	-62.2333	Ferretti et al. 2011
	Villarino	Salina de las Barrancas	-38.8500	-62.8833	Ferretti et al. 2011
	Olavarría	Sierras Bayas	-36.9283	-60.1433	NR: CZI
	Saavedra	Saavedra	-37.7592	-62.1419	NR: CZI
Chubut	Biedma	Puerto Madryn	-36.9283	-60.1433	Ferretti et al. 2011
Córdoba	San Alberto	Sierra de Córdoba	-31.5000	-65.0000	NR: CZI
	San Alberto	Mina Clavero	-31.7166	-65.0000	Ferretti et al. 2011
	Marcos Juárez	Balsa de Paso	-32.7333	-61.9166	Ferretti et al. 2011
	Punilla	Bialet Masse	-31.3000	-64.4666	Ferretti et al. 2011

	Calamuchita	Santa Rosa de Calamuchita	-32.0666	-64.5500	Ferretti et al. 2011
	Juárez Celman	General Deheza	-32.7333	-63.7666	Ferretti et al. 2011
	Punilla	La Cumbre	-30.9666	-64.5000	Ferretti et al. 2011
	Punilla	La Falda	-31.0833	-64.5000	Ferretti et al. 2011
	San Justo	Miramar	-30.9000	-62.6666	Ferretti et al. 2013
	Punilla	Los Cocos	-30.9166	-64.5000	Ferretti et al. 2013
	Calamuchita	La Cumbrecita	-31.8781	-64.7628	Ferretti et al. 2011
	Calamuchita	El Condor	-31.6378	-64.6797	NR: CZI
	Punilla	Tanti	-31.3836	-64.5942	NR: 1J (CZIM0454)-29/10/2013
	Ischilin	Dean Funes	-30.4411	-64.2794	NR: CZI
	Punilla	El Observatorio	-31.5922	-64.5272	NR: CZI
	Punilla	Achiras	-33.1556	-64.9828	NR: 1J (CZIM0462)-14/08/2015
	Punilla	Alpa Corral	-32.6625	-64.7617	NR: CZI
	Punilla	Camino el Cuadrado	-31.1286	-64.4028	NR: CZI
	Punilla	San Marcos Sierra	-30.8136	-64.6153	NR: 1J (CZIM0444)-1/12/2014
	Colon	Agua de Oro	-31.0666	-64.3000	NR: CZI
La Pampa	Lihuel Calel	Sierra de Lihuel Calel	-38.0000	-65.6000	Ferretti et al. 2011
Río Negro	General Roca	Villa Regina	-39.1000	-67.0666	Ferretti et al. 2011
	Valcheta	Somuncurá	-41.5833	-67.1500	NR: CZI
	25 de Mayo	Ingeniero Jacobacci	-41.3000	-69.5833	NR: CZI
	25 de Mayo	Maquinchao	-41.2500	-68.0200	NR: CZI
	Avellaneda	Lamarque	-39.4000	-65.0000	Ferretti et al. 2013
San Luis	Chacabuco	Naschel	-32.9150	-65.3703	Ferretti et al. 2013
	Capital	San Jerónimo	-33.1333	-66.5166	Ferretti et al. 2013
	Pringles	Saladillo	-33.2000	-65.8500	Ferretti et al. 2013
	Pringles	Suyuque Nuevo	-33.1367	-65.2603	NR: CZI
	Pedernera	El Morro	-33.1458	-65.3822	NR: 1J (CZIM0405)-16/8/2015
	Pueyrredón	Potrero de los Funes	-33.2064	-66.2203	NR: CZI
	Pueyrredón	Villa de la Quebrada	-33.0139	-66.2853	NR: CZI
	Pueyrredón	San Francisco del Monte de Oro	-32.5500	-66.1247	NR: CZI